

Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon

H. JACQUES-FÉLIX

Résumé : L'auteur rejette les théories cotylédonaires concernant l'embryon des Monocotylédones. Il reprend et développe le concept, déjà énoncé par lui (1957), selon lequel l'embryon est un protocorme sans cotylédon.

L'embryon palingénétique (*Orchidaceæ*) est un protocorme non ramifié : son apex, non dégénéré, peut reprendre sa croissance après action d'une mycorhize sur l'étage radiculaire.

L'embryon cœnogénétique (cas général) est un protocorme terminé et ramifié : son apex, dégénéré par sa fonction de suçoir, doit initier un bourgeon axillaire. Cette ramification est attestée par la préfeuille. De plus, le proembryon étant identique à l'embryon palingénétique, l'étage terminal est également un axe et ne peut absolument pas être un cotylédon.

Tout protocorme est radiculé. Généralement la radicule est rudimentaire et suppléée par une racine adventive.

Summary : The author rejects the cotyledonary theories concerning the embryo of Monocotyledons. He takes up and develops the concept, already enounced by himself (1957), according which the embryo is a protocorm without cotyledon.

The palingenetic embryo (*Orchidaceæ*) is a non-ramified protocorm : its shoot apex, non degenerated can resume its growth, after mycorrhizal action on the radicular tier.

The cœnogenetic embryo (general pattern) is a terminated and ramified protocorm : its shoot apex, degenerated by its sucker fonction, must initiate an axillary bud. This ramification is attested by the prophyll. Furthermore the proembryo being identical to palingenetic embryo, the terminal tier is also an axis and by no means cannot be a cotyledon.

Every protocorm is radiculate. The radicle is generally rudimentary and supplied by an adventitious root.

Henri Jacques-Félix, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Plusieurs circonstances m'amènent à revoir cet aspect de l'embryologie des Monocotylédones, dont je m'étais occupé en 1957 et 1958. La conception que j'avais présentée alors, peut se résumer ainsi : l'embryon des Monocotylédones est un protocorme acotylé, terminé à ses deux extrémités, et relayé par un bourgeon axillaire. J'ai relevé quelques anomalies concernant la place prise par cette conception dans la discussion du problème. Lors d'un colloque sur la « naissance de la forme chez l'embryon », JUGUET (1973), dans

un article précisément consacré à cette question chez les Monocotylédones, me passe sous silence, ce qui est son droit, mais il crédite (p. 350) GUIGNARD & MESTRE (1970) de cette idée que l'apex pourrait être avorté, comme l'est la radicule, et que le point végétatif serait alors un bourgeon adventif. Peu avant, sans que cela soit précisément motivé par le sujet d'une étude consacrée à un détail anatomique du coléoptile, GOURSAT & GUIGNARD (1970) introduisaient cette remarque comme étant de leur initiative : « On pourrait également admettre cette autre hypothèse : comme pour l'extrémité radiculaire où la radicule, demeurée virtuelle est remplacée par une racine adventive, le pôle caulinaire ne se différencierait pas et la gemmule de l'embryon des graminées correspondrait, en fait, à un bourgeon adventif ». C'est l'argumentation que j'utilisais quatorze ans plus tôt¹. GUIGNARD & MESTRE (1970) précisaient toutefois que leur conception différait un peu de la mienne, de ce fait que le « pôle caulinaire », tel qu'ils le supposent, et qui avorterait au profit d'un bourgeon adventif, serait strictement distinct de leur « cotylédon appendiculaire », qui persiste en tant que tel, et dont le problème reste entier. Mais, GUIGNARD (1975a) suivi de LY THI BA (1981), en citant les deux écoles qui s'opposent sur la position du « cotylédon », réussissent cette prouesse de ne pas faire allusion à ma conception du bourgeon axillaire, alors qu'ils se servent de l'idée du bourgeon adventif pour étayer leur théorie de deux types d'embryons chez les Monocotylédones. Mieux encore, GUIGNARD (1975a : 198), dans un paragraphe sur lequel nous reviendrons (D. 5), finit même par écrire que « Le cotylédon de la plupart des Monocotylédones correspond ainsi à l'axe primitif avorté (cotylédon + hypocotyle)... », ce qui est exactement ma conception de 1957.

Ainsi s'ouvre un processus par lequel l'explication globale et cohérente que j'avais donnée de l'embryon graminéen serait occultée, tandis que les idées en seraient reprises sous une forme à peine déguisée. Ma version avait pourtant fait scandale, puisque BROWN (1965) en disait qu'elle jetait le discrédit sur l'embryologie. Du moins cet auteur rapportait exactement les choses comme je les avais dites, et c'est très bien ainsi.

Ces oublis ne sont, peut-être, que de simples négligences, mais je me devais de les signaler, avant de reprendre, sans rien en retrancher, ma démonstration de 1957.

HISTORIQUE. — Depuis bientôt deux siècles, les botanistes discutent sur l'embryon des Monocotylédones, alors que celui des Dicotylédones est sans problème. Il y a là un malaise évident, choquant même ; car s'il est normal que nos connaissances soient toujours révisibles, le cas présent indique que la question de l'embryon des Monocotylédones est mal posée.

En raison même du caractère conceptionnel du sujet, tous les commentateurs ont à confronter leur point de vue à celui de leurs devanciers, de sorte que la bibliographie est toujours bien suivie (ROTH, 1955, par ex.). En ce qui concerne l'embryon graminéen, j'ai présenté, en 1958, un tableau des différentes opinions soutenues jusqu'à cette date. Peu après, BROWN (1960) a également donné un synopsis plus complet, avec quatre vingt deux références. Puis, dans son travail fondamental sur l'embryogénie des Graminées, GUIGNARD (1962) a fait un historique commenté du sujet. Ajoutons encore MLADA (1974), etc. Les travaux parus depuis, sur l'ensemble des Monocotylédones, sont très nombreux. Les uns,

1. Le fait que je figure à la bibliographie ne corrige rien ; car pourquoi citer un travail s'il n'a servi de référence ?

limités à l'embryogénie concrète de quelques espèces ou taxons plus importants ; les autres, plus généraux, intervenant dans la discussion.

Cependant, comme je n'ai pas l'intention de faire une mise au point du sujet, je ne citerai, à titre d'exemple, que quelques écrits utiles à ma démonstration, et ne fournirai que les références postérieures au travail de GUIGNARD (1962), ou n'y figurant pas.

MA CONTRIBUTION EST UN TRAVAIL DE RÉFLEXION. — Alors que tant d'excellents travaux laissent la solution dans l'impasse, c'est probablement parce qu'il s'agit tout simplement de « découvrir l'évidence ». Si je suis intervenu en 1957 dans cette question d'embryologie, c'est que je n'avais pu me satisfaire des explications classiques pour la rédaction d'un ouvrage général sur les Graminées (1962). BROWN (1965) écrit que les nombreuses hypothèses déjà émises sur l'embryon graminéen ne découragent pas l'imagination des auteurs, tels PACHKOV (1951), ou moi-même (1957). Je crois, au contraire, que c'est par un raisonnement sans complaisance que j'ai pu me dégager des idées préconçues, et donner de l'embryon graminéen une explication conforme aux lois du développement végétal.

C'EST UN PROBLÈME D'ORGANOGRAPHIE. — La mise en place du sujet me conduira à rappeler quelques connaissances élémentaires. Sauf citation, j'éviterai les expressions de « latéralité », de « terminalité », etc., qui, en s'appliquant tantôt au « cotylédon », tantôt au point végétatif, sont source de confusion, et n'ont aucune signification en soi. En raison d'une conception différente de l'embryon, il y a aussi quelques autres risques d'erreur que j'espère éviter dans le texte : le *point végétatif*, dit primaire, ou apical, par les auteurs, est, pour moi, celui du bourgeon axillaire. Le « cotylédon » et l'« hypocotyle » des auteurs, sont, pour moi, l'*axe primaire*, soit le protocorme. C'est-à-dire que le terme de cormus, étant pris dans son sens initial de tige, comme dans Cormophyte, le corps même de l'embryon est le *protocorme*. Bien que j'approuve les termes de plantule, ou de blastophyte, pour désigner l'embryon à maturité, le fait d'avoir à parler du jeune sporophyte aux différents moments de son ontogenèse, me conduira souvent à employer celui d'embryon. Enfin, malgré le titre-choc de cette note, je dirai que l'épiblaste des Graminées peut être homologué à un cotylédon.

LES CONSÉQUENCES. — Il n'est pas nécessaire d'insister sur l'importance que revêt une juste compréhension de l'embryon des Monocotylédones. Hormis le rétablissement des faits concernant les premières étapes de l'organogenèse, c'est toute notre conception des rapports entre cette classe d'Angiospermes et les autres Cormophytes qui s'en trouve modifiée.

I. LES ÉLÉMENTS DU PROBLÈME

A. ONTOGÉNIE : DE L'ŒUF À LA PLANTULE

1. Embryon et blastophyte

Il est convenu d'appliquer le terme d'embryon au jeune sporophyte, issu de la fécondation, tel qu'il se présente lors de la séparation de la plante-mère, et de réserver celui de

proembryon aux états antérieurs à son organisation. Cette définition a sa logique. Cependant, les embryons des graines à maturité présentent une telle diversité, certains ont acquis si nettement des caractères spécifiques qu'ils n'ont, souvent, plus rien d'embryonnaire, de sorte que des auteurs les qualifient justement de blastophytes, ou de plantules (PLANTEFOL, 1976). Cette distinction est d'autant plus indispensable à notre propos que, selon moi (1957), c'est bien à son premier stade que l'embryon est terminé. C'est évident pour celui des Orchidées, qui ne peut reprendre son activité qu'après contamination par un endophyte. Quant à celui des autres groupes, on peut dire que les différenciations ultérieures portent sur des corps distincts : l'un, primaire et terminé, qui est le protocorme radiculé ; les autres, subordonnés, qui sont le bourgeon axillaire et les (ou la) racines adventives.

Ces considérations nous conduisent à reconnaître, dès maintenant, deux types fondamentaux d'embryon, selon qu'ils poursuivent ou non leur différenciation séminale.

a) *Embryons palingénétiques* : Leur blastogenèse ne commence qu'avec la germination. Dépourvus des organes haustoriaux ou de réserve qui caractérisent les autres types, leur structure et leur évolution posent des problèmes différents de ceux qui nous occupent. Ils nous seront d'un grand secours pour notre démonstration, mais nous n'aurons à en parler que dans la deuxième partie (G).

b) *Embryons cœnogénétiques*¹ : Leur blastogenèse séminale aboutit à la formation de la plantule, dont la structure pose le problème du « cotylédon ».

2. Embryogénie

SOUÈGES est l'un de ceux qui ont le plus contribué à faire de l'embryogénie un corps de discipline autonome. Selon lui, les processus de divisions cellulaires, à partir du zygote, sont constants pour chacun des types embryonomiques qu'il a reconnus et classés. Ils peuvent être observés jusqu'à la formation des divers étages, organisateurs fondamentaux de la plantule.

Cependant, plusieurs auteurs ont contesté une telle régularité de l'embryogenèse. Pour YAKOVLEV (1950), cette idée de déterminisme histologique « ne fait qu'introduire une conception mécaniste incorrecte du sens même du processus embryogénique ». Plusieurs des élèves de SOUÈGES (LEBÈGUE, 1966 ; GUIGNARD, 1975b, etc.) ont eux-mêmes montré les mérites et les limites de la classification embryogénique, qu'ils ont simplifiée, ou dont ils ont modéré certaines règles trop absolues. Selon MESTRE (1967), on ne peut, au terme de l'embryogenèse, discerner rien de plus que trois étages fondamentaux ; ce qui veut dire que si les différents processus initiaux sont utiles pour une première typologie des embryons, ils ne changent rien quant à l'organogenèse, que l'on peut ainsi concevoir avec davantage de sérénité.

Bien que cette première phase se déroule de façon sensiblement identique chez les deux classes d'Angiospermes, elle n'est cependant pas sans intérêt pour nous. Selon JUGUET

1. Terme proposé par E. HAECKEL, utilisé par M. CAULLERY, au sens d'embryon développé en commun avec l'hôte parental (de κοινος = commun) ; confirmé par le « Trésor de la langue française ». A ne pas confondre avec organe cœnogénétique (BROWN, 1960 : 223), au sens d'organe nouveau (de καινος = nouveau).

(1973), c'est dès ce moment que s'ébauche — plus souvent que cela n'est signalé par les auteurs — la symétrie faciale, propre à l'embryon des Monocotylédones.

3. Organogénie comparée de l'embryon des Di- et Mono-cotylédones

Étant admis que le proembryon résulte d'auto-partitions des blastomères, c'est l'apparition de méristèmes qui constitue le fait nouveau, annonciateur de l'organogenèse.

Chez les Dicotylédones, selon les descripteurs et d'une manière générale, deux régions méristématiques s'observent de part et d'autre du sommet du proembryon ; leur activité va conduire à la formation de deux cotylédons ayant, à leur aisselle, un méristème d'attente, ou un bourgeon différencié. Puis, le cône végétatif entre en activité et produit la gemmule.

Chez les Monocotylédones, toujours selon les descripteurs et d'une manière générale, une seule région méristématique se manifeste sur une face du proembryon, à un niveau variable, marqué d'une légère dépression. Par analogie avec les Dicotylédones, on pourrait s'attendre à ce que ce soit l'initium du cotylédon. Or, c'est celui du point végétatif. Quant au « cotylédon », il est déjà là ; c'est lui qui constitue le sommet de l'embryon ; le descripteur n'attendait, pour le délimiter, que l'apparition du point végétatif.

Pour plus de précision, suivons avec LONGEVIALLE (1973) le développement de l'embryon d'*Asparagus officinalis* L., sur une série obtenue par elle, grâce à sa minutieuse et élégante méthode d'extraction. Le proembryon forme déjà une masse globuleuse (légèrement dissymétrique) quand apparaît la dépression du point végétatif, en position nettement sous-équatoriale. Fidèle à l'enseignement reçu, l'auteur qualifie de « cotylédon » tout l'hémisphère distal, qui ne présente, avec le proximal, aucune autre discontinuité que celle de l'encoche indicatrice. Mais ce n'est pas sans réticence, car elle ajoute « que l'ensemble hypocotyle-cotylédon évoque un ensemble tige-feuille, peu différencié... », ce qui est conforme à la conception du « cotylédon terminal » défendue par divers auteurs. Citons, par ex., HANSTEIN (1870) : « Le cotylédon est une continuation de l'hypocotyle » ; FLEISCHER (1874) : « ... le cotylédon terminal naît de la partie supérieure entière de l'embryon... mais on ne pourra le qualifier ainsi qu'après apparition du point de croissance » ; SOUÈGES (1931) : « ... c'est l'apparition de la dépression latérale qui détermine la différenciation simultanée du bourgeon et du cotylédon... » ; WARDLAW (1954) : « La région distale du pro-embryon piriforme devient un membre foliaire terminal... » ; JUGUET (1971) : « ... le caractère terminal du cotylédon ne nous apparaît pas comme une illusion, mais bien comme un fait réel inscrit dans la segmentation ». Enfin, bien que RANDOLPH (1936) soutienne l'idée d'un point végétatif apical, il admet que le cotylédon procède d'une division banale du proembryon et non d'un méristème.

En résumé, les défenseurs les plus obstinés du « cotylédon » chez les Monocotylédones, sont obligés de convenir que son origine histologique est différente de celle des cotylédons chez les Dicotylédones.

Ces premières étapes de l'organogenèse ne sont pas identiques chez tous les embryons. Alors que le point végétatif apparaît tardivement, en position basse, sur le proembryon de l'*Asparagus*, il apparaît plus tôt, près du sommet, chez d'autres espèces, et il y a tous les cas intermédiaires. Nous verrons (E) que ce sont les gradations d'une même structure,

lesquelles, mal interprétées, conduisent aux controverses inutiles de « point végétatif apical = cotylédon latéral », et de « point végétatif latéral = cotylédon terminal ».

4. Morphogénie

C'est une étape de croissance qui ne concerne plus les embryonomistes. Hormis l'initiation du bourgeon, la polarité de l'embryon s'accuse avec la différenciation radiculaire et une certaine activité mitotique distale du protocorme. Le développement plus ou moins avancé des embryons consiste, le plus souvent, en une modification des rapports entre le jeune sporophyte et l'albumen. Par exemple, au stade de la graine mûre, l'embryon des Hélobiales ne dispose plus d'albumen, mais est souvent hypertrophié (E. 11) ; celui du Cocotier reste menu au sein d'un albumen considérable ; celui du Maïs est formé d'un haustorium chargé de réserves, d'un albumen encore important, et d'un bourgeon de plusieurs feuilles déjà bien développées ; etc. Ce développement de l'embryon en plantule se fait souvent aussi par dépassement de certaines étapes, concernant, par ex., les trajets vasculaires.

5. Typologie des embryons et plantules

En résumé, nous reconnaissons trois étapes dans l'accomplissement du blastophyte : 1) embryogénique (SOUÈGES, *passim*) ; 2) organogénique, par laquelle se séparent les embryons des Di- et Mono-cotylédones, puis les embryons palin- et cœno-génétiques (SMIRNOVA, 1964) ; 3) morphogénique, marquée d'abord par le niveau de formation du bourgeon axillaire, puis par les détails de forme, de position et d'importance dans la graine (MARTIN, 1946). Plus précisément, les embryons à maturité, ou plantules, sont d'excellents caractères génériques, sinon spécifiques, mais ne nous concernent plus.

B. LES IDÉES PRÉCONÇUES

Il est bien entendu que les sous-titres suivants expriment les idées que je dénonce.

1. « Tout embryon aurait nécessairement un cotylédon »

Le dogme du cotylédon pèse sur l'embryologie. Il faut, à tout prix, trouver un cotylédon parmi les organes ou appendices de l'embryon des Monocotylédones. On a tout inventé : syncotylie (SARGANT & ARBER, 1915), hétérocotylie (*auct. mult.*), dialycotylie (WORSDELL, 1916), pour démontrer le passage de deux cotylédons en un seul..., ou l'inverse. Ces particularités peuvent exister, c'est vrai, mais non chez les Monocotylédones. Quant à la petite encoche latérale, elle a de bien grandes vertus, puisqu'elle sert d'argument aux « terminalistes » pour qualifier de « cotylédon » la partie distale de l'axe embryonnaire.

De plus, le cotylédon devient abusivement l'organe de référence de l'embryon, ce qui

apparaît très bien dans cette phrase de SOUÈGES (1954) : L'embryon « peut être alors partagé par un plan équatorial, en deux hémisphères correspondant à la partie cotylée et à la partie hypocotylée ». Il en est ainsi des autres vocables : pétiole, gaine, fente, ligule, cotylédonaires ; hypocotyle ; épicotyle ; mésocotyle, etc., tous termes dépourvus de signification chez les Monocotylédones, à ce point que le mésocotyle des Graminées, par ex., est parfois assimilé à l'hypocotyle par les uns, plus souvent à l'épicotyle par d'autres.

2. « La morphogenèse de l'embryon et celle de la plante adulte seraient distinctes »

Pour certains embryologistes, les organes propres de l'embryon seraient des innovations, non régies par les lois habituelles du développement ; même ceux présumés foliaires échapperaient aux règles de la phyllotaxie, sans qu'il y ait lieu de s'en étonner. Toutefois, les auteurs se partagent en deux tendances. Selon les uns, la structure complexe de l'embryon ne peut être élucidée que par son ontogenèse, à l'exclusion, diront même certains, de celle de la plante adulte. Voici, par ex., ce que WORSDELL (1916) nous recommande : « Gardons nous bien de regarder ce que devient le coléoptile dans la plantule, c'est un piège qu'il faut éviter ; puisque le coléoptile a son origine sur le scutellum, ce ne peut être que la ligule de cet organe foliaire ». Selon les autres, la structure de l'embryon s'explique mieux par celle de la plante adulte, grâce à quoi on peut se livrer au jeu plaisant des homologues.

3. « L'embryon serait une entité »

Pour les auteurs de la première tendance, la plante surgirait de l'embryon comme le papillon de sa chrysalide. Selon BROWN (1965), par ex., les scutellum, coléoptile, mésocotyle et coléorhize de l'embryon graminéen, seraient des innovations spécialement affectées aux besoins de la germination ; elles ne seraient homologues d'aucun des organes de la plante adulte. « Par définition, dit-il, le coléoptile ne peut être une feuille, puisqu'il est directement issu de l'embryon, et antérieurement au point végétatif qu'il doit protéger ». Cette première interprétation erronée oblige à d'autres artifices. Quand la suite du développement écarte le coléoptile de sa base, on imagine une autre innovation, une prothèse en quelque sorte, que l'on qualifie de mésocotyle contre toute logique. Il faut enfin une bonne teinte de finalisme pour penser que la racine séminale des graminées a besoin, plus qu'une autre, du fourreau de la coléorhize pour se protéger.

En résumé, cette façon de concevoir l'embryon est une solution de facilité, contraire au principe de la botanique, qui se donne pour tâche de reconnaître les organes fondamentaux sous les apparences de leur fonction (B. 6).

4. « L'indication fournie par l'origine des organes de l'embryon n'aurait pas à être vérifiée »

Certes, il n'y a rien à redire sur le principe des origines, lequel nous guide, précisément, dans la reconnaissance des homologues. Encore faut-il ne pas se tromper dès le départ, sous

peine de commettre des erreurs en chaîne par méconnaissance de la dynamique du développement. En effet, après la méprise initiale qui consiste à attribuer une structure foliaire à l'étage distal de l'embryon, les anatomistes reviendraient sur leur jugement s'ils ne négligeaient les enseignements de l'organographie postembryonnaire, laquelle est aussi une application du principe des origines. Alors, l'explication du coléoptile serait toute simple (F. 3).

5. « L'embryon serait une préformation »

On peut tout imaginer sur un embryon développé, de sorte que la recherche des homologues, entre ses organes et ceux de la plante adulte, donne également lieu à de regrettables confusions. Certains auteurs se raccrochent toujours à cette vieille idée selon laquelle l'embryon serait l'image réduite de la plante adulte avec tous ses détails. Une telle conception est contraire aux enseignements de l'ontogénie, puisque c'est précisément grâce aux structures élémentaires des embryons que sont possibles les homologues en embryologie comparée.

Le puzzle de l'embryon graminéen : Cet embryon s'est montré très favorable à ce type de spéculation. Le scutellum est conçu comme un organe foliaire, ayant : limbe, pétiole, gaine, ligule, stipules, auricules, etc. Cette image doit être esthétiquement satisfaisante, car elle a été très en faveur. Il en résulte que cet embryon bénéficie d'un vocabulaire fourni. Synonymes compris, nous relevons : scutellum, hypoblaste, épicotyle, hypocotyle, mésocotyle, pédicule, épiblaste, blaste, blastème, hypopeltatum (E. 11), coléorhize, coléoptile, piléole, sans parler de la gemmule et de la radicule. C'est une véritable usine. D'après les homologues proposées depuis bientôt deux siècles, nous constatons que les auteurs déplacent les différentes pièces, sans pouvoir les ajuster à la satisfaction générale. C'est que le puzzle est truqué ; il y a une pièce de trop : c'est le cotylédon (scutellum).

6. « La fonction des organes en indiquerait la nature »

a) On a voulu confirmer le caractère foliaire du scutellum graminéen d'après ses glandes et poils, analogues à ceux des feuilles (MIMEUR, 1950 ; NEGBI & KOLLER, 1963 ; NORSTOG, 1969, etc.). Ce dernier auteur a également observé que le scutellum assurait la fonction chlorophyllienne en expérimentation *in vitro* (1969). Le « pétiole cotylédonaire » des auteurs présente des poils absorbants, des stomates, et assure la photosynthèse chez nombre d'espèces. En fait, ces caractères anatomiques et physiologiques n'autorisent pas à prétendre que ces organes sont des feuilles, car il est bien heureux pour les Cactées, Euphorbes succulentes, et *Vanilla madagascariensis* Rolfe, pour citer une Monocotylédone aphyllé, que les tiges puissent également remplir des fonctions chlorophylliennes.

b) Depuis HABERLANDT (1886), de nombreux auteurs ont constaté la présence fréquente de poils absorbants sur la coléorhize. PACHKOV (1951), JACQUES-FÉLIX (1957), GUTTENBERG & PANKOW (1957), suivis par d'autres, en ont déduit qu'il s'agissait de la radicule elle-même. Mais, certains auteurs (NISHIMURA, 1922 ; FOARD & HABER, 1962 ; BIRCH, 1963 ; MLADA, 1974, etc.) en remarquant que ces poils s'étendent également sur l'épiblaste, font diverger les avis. Les uns pour dire que la coléorhize n'est pas plus la radicule que l'épiblaste ; les autres pour dire que l'épiblaste ne peut être une feuille. Cette dernière négation

est appuyée par NORSTOG (1969) qui n'a pu en obtenir le verdissement en culture *in vitro*. Toutefois, de meilleures observations permettent des jugements plus nuancés. Mc CALL (1934) précise que les poils de l'épiblaste sont de nature foliaire et non radicaire. Pour NORSTOG (1969), les poils absorbants de la coléorhize diffèrent de ceux occasionnellement produits par le scutellum et le coléoptile. C'est que, en définitive, la faculté temporaire d'émettre des poils absorbants peut être largement partagée par les diverses parties des graines en germination. FAVARGER (1954; 1957) a recensé 31 espèces de *Saxifraga* dont l'albumen présente ce caractère.

c) L'organographie indique que le coléoptile est une feuille, opinion couramment admise depuis PERCIVAL (1921). J'en ai fait moi-même la base de mon explication du protocorme (1957); NORSTOG (1969) en a obtenu le verdissement *in vitro*; GOURSAT & GUIGNARD (1970) ont signalé l'existence d'hydatodes; etc. Dans ce cas, on voit que les avis concordent. Cependant, certains persistent à y voir une innovation particulière (BROWN, 1965), ou la ligule du scutellum (GUÉDÈS, 1968).

d) Chez les Dicotylédones, cette polyvalence de fonction revient aux cotylédons qui assurent, soit exclusivement, soit successivement, les fonctions haustoriales, de réserve, ou d'assimilation chlorophyllienne. Enfin, c'est important pour nous de le signaler, c'est parfois la tigelle acotylée qui a des fonctions haustoriales ou de réserve.

e) Le « mésocotyle » donne également lieu à de semblables confusions. Pour les uns c'est l'épicotyle, puisqu'il est placé au-dessus du « cotylédon » ou scutellum; pour SCKLIKUM (1896) ce n'est surtout pas un épicotyle, mais bien un hypocotyle par sa structure; pour d'autres c'est un mésocotyle qui relie les deux parties du « cotylédon ». En raison de trajets vasculaires différents, correctement expliqués par AVERY (1930), on en arrive à dire que c'est un épicotyle chez le Maïs et un hypocotyle chez l'Avoine. Pour ARSTCHWAGER & Mc GUIRE (1949), BROWN (1965), TATÉOKA (1969), etc., c'est finalement le terme de mésocotyle qui convient le mieux, car la structure n'est exactement celle, ni d'une tige, ni d'un hypocotyle, ni d'une racine. Ainsi masque-t-on la simple réalité de cet entrecoeur de ramification (F. 2).

En conclusion, si les études sur le rôle des organes chez les graines en germination sont toujours les bienvenues, les déductions que l'on peut en tirer ne sont que facultatives, car c'est l'organographie qui décide des homologues.

C. L'ONTOGENÈSE PRÉPARE LE FUTUR

Au cours de l'ontogenèse, malgré l'importante pause physiologique (latence avec ou sans dormance) du blastophyte, il n'y a aucune discontinuité dans la morphogenèse des organes végétatifs: il n'y a que des erreurs d'interprétation, comme celles que nous venons de relater. Ceux des embryologistes qui se voilent la face plutôt que d'avoir à connaître la suite du développement, et ceux des morphologistes qui font de l'embryon un édifice compliqué, sans rapport avec l'embryogenèse, sont également fautifs. La responsabilité des embryologistes est particulièrement engagée, car leurs observations sont cautionnées par des techniques avancées.

L'expression de Mc CALL (1934), selon laquelle « L'embryon est tout d'abord une jeune plante » ; la réhabilitation du sens de plantule par PLANTEFOL (1976), sont donc tout à fait justes. Il est indispensable de restituer son vrai caractère au jeune sporophyte séminal et de lui retirer celui d'exception, jalousement défendu par certains embryologistes.

Le problème ainsi correctement posé, c'est un bien grand mot de parler d'homologies entre les organes végétatifs de l'embryon et ceux de la plante adulte, car il ne s'agit que de gradients morphologiques, inhérents à tout développement végétal. Aucun des dispositifs germinatifs qui, souvent, déroutent les observateurs, n'échappe aux définitions de l'organographie. D'après ma conception du protocorme (1957), il suffit de distinguer l'axe primaire, adapté à une fonction haustoriale, de son bourgeon, dont la croissance donne la plante autotrophe, pour que plus rien ne soit compliqué : aucun organe ne diffère, fondamentalement, de ceux de la plante adulte.

D. LES CONCEPTIONS COTYLÉDONAIRES

Quelques auteurs admettent la « monocotylie » sans que cela leur pose de problème. Pour BROWN (1960, 1965) le « cotylédon » est, chez les Graminées, une innovation exclusive de l'embryon ; inutile de lui chercher d'homologue. Pour TOMLINSON (1970 : 211), les Monocotylédones ont un « cotylédon » comme les Dicotylédones en ont deux. Par contre, la plupart des embryologistes tentent de justifier les anomalies qu'entraîne le postulat du « cotylédon ».

1. Qu'est-ce que le cotylédon ?

Cette précision est nécessaire, car l'une de nos difficultés résulte d'un malentendu glossologique. En effet, si quelque commentateur pouvait faire admettre que l'on peut qualifier n'importe quel organe haustorial de cotylédon, les discussions séculaires sur cette question n'en apparaîtraient que plus dérisoires.

C'est bien après que John RAY (1703) ait établi sa classification basée sur l'embryon, que l'on s'est préoccupé de savoir ce qu'est le cotylédon des Monocotylédones. Est-ce un organe différent, ou est-il homologue de l'un de ceux des Dicotylédones ? Les réponses montrent que ce même terme est appliqué à trois structures supposées différentes : 1) le cotylédon n'est pas un organe foliaire ; c'est une innovation ; 2) le cotylédon est un organe foliaire axial, propre aux Monocotylédones (D. 2) ; 3) le cotylédon est un membre foliaire, homologue à l'un de ceux des Dicotylédones (D. 3).

Pour nous, le terme de cotylédon n'est pas une allusion morphologique directe au cotyle (κοτυλη), pouvant désigner n'importe quoi ; il a été établi pour les *deux membres foliaires de l'embryon des Dicotylédones*, en raison de leur ressemblance avec les feuilles du *Cotyledon* des Grecs. En conséquence, l'embryon des Monocotylédones n'a pas de cotylédon s'il n'a aucun organe qui réponde à cette définition de membre foliaire.

Nous devons une intéressante remarque à DE VOGEL (1979) sur le cotylédon chez les Dicotylédones : Les organes assimilateurs, portés sur l'hypocotyle des plantules épigées, seraient les deux premières feuilles, ou paracotylédons, alors que les cotylédons proprement

aits se situeraient sur le collet, mais ils seraient généralement avortés ou rudimentaires. Cette suggestion nous conforte dans l'idée du protocorme acotylé, ou à cotylédon rudimentaire, chez les Monocotylédones. Ajoutons que le terme de cotylédon ne nous paraît pas applicable aux premières feuilles (fussent-elles opposées) des embryons palingénétiques et prothalliens.

2. Les hypothèses de la terminalité du cotylédon et d'une croissance phyllopodiale, ne sont pas recevables

De nombreux auteurs ont admis la terminalité du « cotylédon », car elle s'accordait avec leur conception de la croissance. Pour eux, l'embryon est précisément le premier des phyllopodes, ou phyllorhizes (CHAUVEAUD, 1923), qui construisent la tige des Monocotylédones. Chez beaucoup de celles-ci, en effet, les primordiums foliaires sont annulaires et contigus, de sorte qu'ils semblent déboîter les uns des autres, sans qu'un cône végétatif autonome soit apparent. Dès 1843, REISSEK indique que le cotylédon terminal et le bourgeon axillaire des Monocotylédones impliquent une croissance sympodiale. WORSDELL (1916), dont c'était également l'opinion, rapporte les observations des premiers embryologistes, HANSTEIN (1870), FLEISCHER (1874), HEGELMEIER (1874), CELAKOWSKY (1897), déjà cités (A. 4). Tous s'accordent pour dire que les feuilles gemmulaires des espèces étudiées, *Juncus*, *Canna*, *Pistia*, etc., font suite au cotylédon terminal, et se succèdent sans aucune trace préalable de tige apicale. Plus récemment, SOUÈGES défend cette conception à plusieurs reprises : « Chez les Monocotylédones le mode de croissance est généralement sympodique et se retrouve dans l'embryon où l'axe principal avorte en donnant le cotylédon terminal, tandis que se différencie un nouvel axe de croissance qui se comporte comme le premier » (1954 : 387). Il précise ailleurs : « Il ne peut donc pas se produire de vrais bourgeons axillaires, mais seulement une succession, par voie sympodique, de bourgeons terminaux... » (1954 : 136).

L'hypothèse du cotylédon terminal ne peut donc être soutenue que par celle d'une croissance phyllopodiale. Or, nos connaissances actuelles nous permettent d'affirmer : que la préséance axiale est constante ; que les primordiums foliaires ne sont donc pas les points végétatifs ; que les feuilles sont généralement pourvues de bourgeons axillaires normaux, même chez les espèces typiquement non ramifiées (Palmiers). De plus, même admise, la croissance phyllopodiale se heurterait à la règle phyllotaxique, ainsi que je l'ai déjà montré (1958b).

Reste le problème de glossologie : un organe terminal peut-il être qualifié de cotylédon ? En bon généraliste qu'il était, SACHS (1868) avait déjà répondu par la négative. COULTER & CHAMBERLAIN (1903) n'admettaient pas davantage qu'un organe terminal soit homologué à une feuille, et ils comparaient l'embryon des Monocotylédones à celui des Ptéridophytes (I. 1).

CROISSANCE ET RAMIFICATION

Lorsque j'ai voulu ajouter en 1957 à la crédibilité de ma version du protocorme, j'ai dit, tout simplement, que la formation d'un bourgeon de remplacement sur l'embryon n'avait rien d'extra-

ordinaire, car les Monocotylédones sont fréquemment sympodiales. Certains commentateurs m'ont alors fait observer que mon idée rejoignait celle des embryologistes qui pensent justifier ainsi la terminalité du cotylédon. Cette remarque n'était pas fondée, ainsi que je l'ai démontré peu après (1958b). Toutefois, constatant que certains Traités de Botanique modernes entretiennent la confusion entre le processus continu de la croissance et celui, intermittent, de la ramification, je crois utile de donner quelques précisions sur ce sujet.

a) *Croissance phyllopodiale*. — Cette conception de la croissance, selon laquelle ce sont des éléments folio-caulinaires successifs : phyllopodes, phyllorhizes, etc., qui édifient la plante, n'intervient pas directement dans notre problème. Cependant, ce n'est pas sans raison qu'elle a été plus particulièrement revendiquée pour les Monocotylédones et les Ptéridophytes ; nous y reviendrons (J. 1).

b) *Ramification sympodiale*. — Cette ramification, consécutive à la déchéance périodique des apex, par floraison ou non, se réalise selon des modalités très diverses qui viennent d'être remarquablement inventoriées (HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON, 1978). Les Monocotylédones, auxquelles je me référais plus particulièrement (1958b), sont celles chez lesquelles les sympodes forment des plexus rhizomateux, plus ou moins durables, tandis que les pousses terminales, feuillées et florifères, sont temporaires. C'est également le cas de beaucoup de plantes bulbeuses, à ceci près que le sympode se fragmente ; l'exemple le plus significatif étant celui de l'ail cultivé (*Allium sativum* L.), dont la production répétée de cayeux est le seul mode de propagation. Mais il est bien évident que, même dans ce cas extrême, chaque bulbe plurifolié est lui-même monopodial (= mono-axial), comme l'est le stipe de nombreux Palmiers. Chez les Graminées cette même structure se poursuit jusqu'à l'anthécie, puisque les épis et épillets sont eux-mêmes des monopodes ramifiés. Certains stolons peuvent également atteindre des dimensions importantes en croissance monopodiale. Par contre, on peut reconnaître la ramification sympodiale chez des inflorescences cymoïdes, sur lesquelles je reviendrai à propos de la préfeuille (F. 1).

3. Les hypothèses d'un cotylédon appendiculaire ne sont pas recevables

Convaincus de ce qu'un embryon est nécessairement cotylé, sachant que, par définition, le cotylédon est un membre foliaire, les auteurs s'attachent à démontrer que le cotylédon des Monocotylédones est l'homologue de l'un de ceux des Dicotylédones. Les morphologistes s'appuient sur les convergences qui peuvent exister entre quelques cas, spécifiques ou accidentels, d'embryons hétéro- ou mono-cotylés chez les Dicotylédones (*Ranunculaceæ* et *Nymphæaceæ* principalement) et les embryons présumés hétérocotylés des Monocotylédones. La tâche n'est pas facile non plus pour les embryologistes. Ils font valoir que l'unicité et la terminalité apparentes du cotylédon tiennent à des facteurs trophiques, qui en favorisent la croissance, rejettent le point végétatif latéralement, et interdisent la formation du deuxième cotylédon. C'est devenu une « profession de foi » soutenue par de nombreux auteurs : STRASBURGER (1902), GRAVES (1908), AVERY (1930), RANDOLF (1936), YAKOVLEV (1946), ROTH (1957), SOLNTZEVA & YAKOVLEV (1964), BATYGINA (1969), PHILIP & HACCUS (1976), pour ne citer que ceux là. Leurs travaux ont surtout porté sur l'embryon graminéen, dont ils ont invoqué la dorsiventralité accusée.

P. NEVILLE (1973) s'est porté à leur secours, en faisant remarquer qu'un apex peut probablement initier un cotylédon précoce, avant d'être lui-même matérialisé. Remarque pertinente, qui se vérifie effectivement entre apex et feuilles sur les pousses végétatives (E. 2), mais qui tombe à faux chez l'embryon, dont l'axe initiateur est précisément le soi-disant « cotylédon » des auteurs.

D'autres types d'embryons sont plus convaincants. CAMPBELL (1897), ayant remarqué

que le point végétatif de *Najas* et de *Zannichellia* est subapical, va faire école en ranimant l'idée que l'embryon des Monocotylédones dérive de celui des Dicotylédones. C'est à l'issue d'un travail sur *Ottelia alismoides* Pers., que HACCUS (1952) ouvre la controverse qui l'opposera à SOUÈGES, si bien que divers commentateurs en viendront à identifier ces deux auteurs à leurs positions antagonistes. Parmi d'autres, citons SWAMY & LAKSHMANAN (1962 *a* & *b*), pour qui le méristème épicotylaire et le cotylédon naissent bien côte à côte sur le proembryon de *Najas lacerata* Rendle et de *Halophila ovata* Gaud. Même lorsqu'il est évident que le point végétatif se forme tardivement, en position latérale, comme chez *Lemna gibba* L. (HACCUS & LAKSHMANAN, 1966), le même argument d'autorité sera maintenu : « ... la terminalité du cotylédon n'est que la conséquence souvent passagère, d'une prépondérance temporelle et spatiale du cotylédon ». Pour GUIGNARD & MESTRE (1969*b*) : « ... l'apex caulinaire de l'*Agapanthus umbellatus* L'Hér. se différencie au sommet du proembryon ; l'édification du cotylédon, dont le primordium apparaît latéralement, entraîne ensuite le rejet latéral du point végétatif ». A propos du *Cocos nucifera* L., HACCUS & PHILIP (1979) font remarquer que la position terminale originelle de l'apex caulinaire est plus aisément reconnaissable chez les embryons massifs, alors que chez ceux qui sont plus petits, le développement du « cotylédon » — en raison de sa prévalence dans le temps et l'espace — recouvre l'apex dès le départ. En appeler à l'autorité de GEBEL, pour qui ce sont les organes qui décident de la disposition des cellules et non l'inverse, est une sage résolution. Mais il me semble que HACCUS a une curieuse façon d'accommoder ce précepte à sa convenance, car dire que c'est la faute d'une croissance exagérée des cellules si le « cotylédon » est terminal, au lieu d'être à sa bonne place de cotylédon vrai, c'est bien recourir à l'argument cytographique contre le raisonnement organologique.

Cette conception n'est pas recevable. Les cas d'hétérocotylie, signalés chez les Monocotylédones, résultent de mauvaises interprétations, consécutives à des coupes mal orientées, ainsi que HACCUS & PHILIP (1979) l'ont montré eux-mêmes. De son côté, JOHANSEN (1945) a bien insisté sur le fait que les meilleurs travaux, sur les types d'embryons les plus favorables, n'ont jamais permis d'observer l'indice d'un deuxième cotylédon. Les défenseurs de cette conception ne se sont jamais posé la question de savoir pourquoi il n'y a pas de bourgeon cotylédonnaire intercalé entre leur « cotylédon » et leur point végétatif présumé axial (E. 6). Ils n'ont jamais su expliquer la superposition de leur « cotylédon », supposé foliaire, et de la vraie préfeuille (coléoptile) chez les Graminées.

4. L'hypothèse d'un changement de polarité du point végétatif n'est pas recevable

D'après leurs propres observations, certains embryologistes ne pensent pas que la position latérale du point végétatif soit due à un développement excessif du cotylédon, de sorte qu'ils hésitent sur le choix d'une explication rationnelle. JUGUET (1973), par ex., au lieu de se débarrasser de la notion du « cotylédon terminal », propose cette hypothèse : « l'édification latérale du méristème caulinaire participe d'un changement de polarité au cours de l'embryogenèse ». Il fait donc sienne cette idée de CHADEFAUD (citée par VEYRET, 1965), selon laquelle l'axe primaire se transformerait en cotylédon, qui deviendrait ainsi la première feuille d'un axe latéral secondaire. Cette proposition n'introduit aucune perspective nouvelle : dire que l'axe est infléchi par la croissance exagérée du cotylédon (D. 3),

ou dire qu'il change de polarité, ne modifie rien. Le caractère subordonné du point végétatif n'est pas davantage reconnu ; le « cotylédon » conserve sa qualité de première feuille, et se trouve en contradiction avec la règle phyllotaxique.

En conséquence, cette conception n'est pas plus recevable que la précédente. En outre, même si l'on concède à l'auteur qu'il emploie l'expression de changement de polarité dans un sens élargi, cela n'en masque pas moins les réalités de l'organogenèse. Le changement de polarité des tissus organisés n'est pas si aisé chez les Cormophytes, même sous conditions expérimentales. Selon GAUTHERET (1945), qui a rapporté de nombreuses études sur le sujet, « la polarité des tissus est l'expression de forces internes qu'aucune intervention extérieure ne peut inverser ». Puisque cette polarité se révèle dès le zygote, dont elle ordonne les premières divisions (MESTRE & GUIGNARD, 1973), elle est déjà fortement établie, et irréversible, dans le jeune cormophyte qu'est le proembryon. Dès lors, il est plus objectif de parler des corrélations qui s'exercent entre les organes et en régissent l'agencement. Dans le cas présent, c'est l'apex du protocorme (« cotylédon » des auteurs) qui initie le point végétatif de flanc et le matérialise, à un moment (à un niveau) caractéristique de l'espèce concernée.

5. L'hypothèse de deux types embryonnaires fondamentaux n'est pas recevable

Cette hypothèse résulte d'une importante évolution des idées qui ont conduit GUIGNARD à soutenir successivement plusieurs théories différentes.

1. Dans son travail fondamental de 1962, cet auteur affirme que le développement du cotylédon (scutellum) des Graminées « montre indubitablement son origine axiale et terminale ». En conséquence, il donne tort à ceux qui, comme YAKOVLEV (1946), HACCUS (1952), ROTH (1957), etc., « considèrent que l'embryon doit sa forme dissymétrique à la croissance d'un seul cotylédon, avec rejet latéral de la gemmule organiquement terminale... ».

2. Puis, consécutivement à une étude faite en commun sur l'embryon de l'*Agapanthus* (1969a), GUIGNARD & MESTRE (1969b) présentent une conception inverse de la précédente : « Le cône végétatif de la tige des Monocotylédones se différencie, comme chez les Dicotylédones, au sommet du proembryon ; l'édification du cotylédon dont le primordium apparaît latéralement entraîne ensuite le rejet latéral du point végétatif ».

3. Dès l'année suivante, cette conception est, à son tour, infirmée. A l'occasion de deux notes, non consacrées à ce sujet précis, GOURSAT & GUIGNARD (1970), GUIGNARD & MESTRE (1970), introduisent incidemment l'hypothèse d'un bourgeon adventif qui remplacerait le point végétatif apical chez les Graminées.

4. Enfin, s'appuyant sur certaines observations précises qui confirment l'initiation latérale du point végétatif (JUGUET, 1971 ; LONGEVIALLE 1973, par ex.), GUIGNARD (1975a) parvient à cette conclusion que les théories précédentes ne s'excluent pas, mais qu'elles concernent, respectivement, des types différents d'embryons.

Vouloir concilier les erreurs contraires n'est pas chose aisée, de sorte que cette tentative est plus idéaliste que rationnelle. Selon GUIGNARD, il y aurait, d'une part, les Monocotylédones ancestrales, surtout représentées par les Hélobiales, dont l'embryon résulterait du rejet latéral du point végétatif par la croissance privilégiée du cotylédon appendicu-

laire (D. 3) ; puis, d'autre part, celles plus évoluées, chez lesquelles « le point végétatif, initié au sommet, avorte, aucun mouvement de translation ne se produit : d'emblée le point végétatif est remplacé par le développement d'un bourgeon adventif sur le côté » (1975a : 196).

Cette assertion est très engagée. Elle postule que le niveau du point végétatif sur l'embryon n'est pas un caractère morphologique variable, mais un caractère fondamental de structure. Cela suppose, il me semble, que les embryons sont, ou d'un type, ou de l'autre. Est-ce le cas chez les Monocotylédones ? LY THI BA qui, dans son excellent travail de 1981, se réfère à GUIGNARD, ou le cite textuellement pour beaucoup de ses conclusions, est parfois conduite à des contradictions. Ainsi, après avoir affirmé que les Hélobiales sont homogènes quant à leurs caractères embryogéniques, elle ajoute qu'elles se partagent entre les deux types fondamentaux d'embryons : les Hydrocharitacées, Potamogetonacées, Zannichellacées et Najadacées seraient du premier groupe, avec point végétatif apical ; les Alismatacées, Butomacées, Juncaginacées et Aponogetonacées seraient du second, avec point végétatif latéral. Citant le *Potamogeton lucens* L., qu'elle a bien étudié antérieurement en collaboration (1978), elle indique que la position de l'initium du point végétatif dans la moitié supérieure de l'embryon, en confirme l'origine terminale ! Toutefois, consciente de ce que c'est là une terminalité très relative, elle précise que si *Potamogeton* appartient effectivement au premier groupe, c'est, néanmoins, « une espèce déjà évoluée, chez laquelle le rejet du point végétatif ne se fait pas précocement au sommet de l'axe... ». On ne sait trop, dans ces conditions, quand l'embryon est « évolué », c'est-à-dire à partir de quel moment il présente, simultanément, les traces de l'apex « avorté » et le point végétatif adventif. C'est que, tout simplement, ce point végétatif, « initié au sommet, et qui avorte », est strictement hypothétique, car il n'en est d'autre, sur l'embryon, que celui du bourgeon axillaire, dont la position est caractéristique des unités taxonomiques concernées (E. 3, 4, 7).

Il y aurait bien d'autres remarques à faire sur cette théorie. On ne comprend pas pourquoi, si ce n'est pour se raccrocher à ma conception de 1957, l'auteur rajoute un paragraphe pour dire que le cotylédon « correspond ainsi à l'axe primitif avorté (cotylédon + hypocotyle) », ce qui équivaut à une autre version. En effet, puisque, selon sa propre théorie, l'embryon « ancestral » serait homologue de celui des Dicotylédones, c'est-à-dire dont le « point végétatif apical » serait rejeté sur le côté par le « cotylédon appendiculaire » particulièrement vigoureux, on ne voit pas pourquoi celui-ci correspondrait « ainsi à l'axe primitif avorté... » chez l'embryon « évolué ». La confusion est totale. Par ailleurs, cette conception aggraverait singulièrement la coupure entre les deux types présumés d'embryons.

Mais l'auteur ne croit guère à son cotylédon axial, puisqu'il le considère à nouveau comme foliaire, et se heurte toujours à l'anomalie cotylédon-coléoptile, qu'il tente de surmonter, cette fois-ci, par une hypothétique structure ramifiée du point végétatif, laquelle est également fautive. Le propre d'une préfeuille est d'être adossée à l'axe porteur et non au pénultième (E. 8).

Cette ultime tentative de GUIGNARD ne fait que souligner le caractère déplorable de ces discussions de « terminalité » et de « latéralité ». Il suffit d'admettre la conception du protocorme ramifié, telle que je l'ai exposée en 1957-58, pour que tout soit limpide dans la structure de l'embryon cœnogénétique, et pour que toutes les hypothèses précédentes apparaissent superflues.

II. LA SOLUTION : BANALISER L'EMBRYON

« De toutes les interprétations, il y a des chances pour que ce soit la plus simple, dans la mesure où elle est conforme aux faits, qui soit la plus exacte »

Mc CALL, 1934

J'ai bien attristé W. BROWN (1965) avec ma version de l'embryon graminéen. Un embryon qui n'a ni cotylédon, ni méristème apical, ni racine primaire, ce n'est pas sérieux... Je pose alors la question : où sont le cotylédon, le point végétatif et la racine primaire de l'embryon orchidéen, qui, de plus, ne peut reprendre son développement postséminale qu'avec le concours d'une mycorhize ? Voilà une infirmité qui semble assez bien réussir à cette famille des Orchidées, puisque, avec quelque vingt mille espèces, elle représente un contingent non négligeable des Monocotylédones, et qu'elle est un argument majeur dans la compréhension de l'embryon.

E. L'EMBRYON CŒNOGÉNÉTIQUE EST UN PROTOCORME TERMINÉ ET RAMIFIÉ

1. Le cormus d'abord

Les embryologistes, ai-je répété, sont dominés par cette idée de l'omniprésence du cotylédon (B.1). Pourquoi vouloir que l'embryon, normalement constitué d'une tigelle et d'une radicule, tel qu'il est si parfaitement représenté par toutes les figures publiées, soit coiffé par un « cotylédon » ? Est-il donc si difficile d'admettre que l'embryogenèse des Cormophytes puisse reconstituer d'abord le cormus, base et support de l'organisation ultérieure, sans qu'il soit nécessairement pourvu d'un membre foliaire assimilateur ? Ce cormus n'est-il pas la partie essentielle de l'embryon ? EMBERGER (1960 : 70) dit à ce sujet : « L'interprétation foliaire du corps des plantes vasculaires est infirmée par l'embryogenèse qui montre que le jeune embryon forme bien un axe dont les feuilles et les racines sont des émanations, aussi bien chez les Phanérogames que chez les Cryptogames ». Cette remarque s'applique encore mieux aux cormus acotylés des Monocotylédones ; et à ceux que l'évolution a inventés chez quelques Dicotylédones, *Barringtonia*, par ex.

2. Morphogenèse de la pousse végétative

On m'a reproché de comparer l'embryon graminéen à la partie nodale d'un chaume. Je vais aggraver mon cas. Je vais dire que l'organogenèse de l'embryon est identique à celle de la pousse végétative, à ceci près qu'elle est limitée à un seul initium.

La pousse végétative nous intéresse : a) par le principe même de son fonctionnement ; b) par les rapports morphologiques entre l'apex et les initiums latéraux.

a. Il est suffisamment admis, je pense, après les travaux de PLANTEFOL, BUVAT, etc., cités par NOUGARÈDE (1965), que l'apex même du cône végétatif n'est pas méristématique, mais qu'il assure la distribution chronique et spatiale des méristèmes de flanc, initiateurs des membres foliaires et de leur bourgeon axillaire.

b. L'espace compris entre l'apex et l'initium le plus récent peut varier au gré de certains facteurs extérieurs et génétiques. Il est minimum avec le premier plastochrone qui suit la germination (CATESSON, 1953) ; il augmente en période de croissance active, puis il diminue en période de repos (CHOUARD, 1952) ; il est caractéristique des genres et espèces, comme chez les Graminées, par ex. (SHARMAN, 1947) ; où bien encore, de 40 μm seulement chez *Luzula pedemontana* Boiss. & Reut., il atteint 160 μm chez *Agropyron repens* Pal. Beauv. (CATESSON, 1953) ; à peine discernable chez beaucoup de Monocotylédones bulbeuses ou pachycaules, il est important chez *Helodea*. On pourrait multiplier les exemples.

En d'autres termes, si les anatomistes de l'apex argumentaient comme les embryologistes, ils diraient que l'initium est apical chez Luzula, par ex., et latéral chez Helodea, par ex.

3. Le protocorme initie un seul bourgeon

Le processus que nous venons de rappeler commence dès l'embryon. Le véritable apex du protocorme est le « cotylédon » des auteurs ; il initie plus ou moins tôt, ou maintient sous inhibition pendant plus ou moins longtemps, le bourgeon latéral (point végétatif primaire des auteurs) qui se manifeste ainsi en un point plus ou moins écarté de l'apex. A cet égard, puisque l'on parle de plastochrone, il serait plus logique de s'exprimer en termes de temps, plutôt qu'en termes d'espace, pour définir les rapports entre initium et apex.

Nous avons déjà évoqué (A. 3 ; D. 5) ces particularités qui sont à l'origine des querelles entre « terminalistes » et « latéralistes » du point végétatif. En fait, il s'agit d'une seule et même structure, qui s'exprime diversement en fonction des groupes taxonomiques concernés. Classés selon ce critère, les embryons forment une série continue (VEYRET, 1965 : 100) qui s'étend des Potamogetonacées, Najadacées, etc., à initiation précoce, aux Liliacées, Cypéracées, etc., à initiation tardive. Il s'agit donc d'un caractère taxonomique, ce qui est un bon argument pour assurer que le bourgeon latéral est régulièrement déterminé et non adventif. Est-il associé à d'autres en une série évolutive ? C'est probable, mais non au sens de ceux qui, comme HACCIUS & LAKSHMANAN (1966), par ex., pensent que cette évolution se déroule dans le cadre de la « terminalité initiale du point végétatif », avec l'embryon dicotylé pour origine.

4. Le bourgeon se situe toujours au même niveau organotaxique

L'accroissement (A. 4), au cours duquel le blastophyte acquiert ses dimensions et forme définitives, correspond à l'allongement intercalaire au cours d'un plastochrone, mais ici il n'y a pas de nouvel initium, car l'apex du protocorme est voué à son rôle haustorial. C'est à cette croissance que certains auteurs (D. 3) imputent le soi-disant passage du « cotylédon latéral » en position terminale. Leurs expressions : « déplacement d'organe » ; « mouve-

ment de translation » ; « déplacement progressif sur le côté d'un apex primitivement différencié au sommet de l'embryon », etc., sont à proscrire. En effet, c'est la partie distale de la tigelle qui s'accroît plus ou moins, de sorte que c'est la position du bourgeon qui doit servir de référence.

5. L'initium n'est pas nécessairement foliaire

Des esprits chagrins me réclameront une feuille axillante : il n'y en a pas. En effet, ce qui distingue l'initium produit par l'embryon, de celui produit par la pousse végétative en général, est qu'il concerne directement le nouveau point végétatif, sans cotylédon préalable, si ce n'est l'épiblaste chez les Graminées (F. 5). Mais l'élément essentiel de l'initium de flanc est le méristème lui-même, et non la feuille temporaire. De sorte qu'un tel bourgeon n'a rien d'extraordinaire, et peut être qualifié d'axillaire, au même titre que ceux des tiges aphyllées. Ajoutons que cette absence de membre foliaire sur l'axe primaire se poursuit fréquemment sur le rameau, dont les premières feuilles sont scarieuses.

6. Le bourgeon axillaire est l'équivalent du bourgeon cotylédonnaire

Chez les Dicotylédones, l'origine méristématique des cotylédons a donc généralement pour conséquence la formation d'un bourgeon axillaire, ou d'un méristème d'attente, susceptible d'évoluer ultérieurement. Les premiers bourgeons qu'ont à supprimer les cultivateurs de tomate, sont ceux des cotylédons. VAN TIEGHEM (1891) disait même que tout embryon décapité, puis coupé en quatre, pouvait produire quatre plantules. Plusieurs études sont consacrées à ce type de bourgeons chez les Dicotylédones ; mais qu'en est-il chez les Monocotylédones ? Par analogie, les auteurs devraient trouver un tel bourgeon, ou son initium, intercalé entre ce qu'ils qualifient de « cotylédon » et ce qu'ils qualifient de « point végétatif primaire ». Or, à ma connaissance, il n'en est rien.

Par contre, selon la conception du protocorme ramifié, c'est précisément le bourgeon latéral qui est axillaire du cotylédon rudimentaire : épiblaste des graminées, ou virtuel : axilla chez les autres types d'embryons (JACQUES-FÉLIX, 1958a).

7. L'initium du bourgeon n'est jamais organiquement apical

Nous avons relaté les arguments qu'avancent les auteurs pour défendre la latéralité du « cotylédon » (D. 3). En voici qui prétendent que le point végétatif est initialement terminal : « La preuve que le point végétatif est terminal c'est qu'il apparaît sur l'étage supérieur de l'embryon » ; « il tire son origine de *Ca* » ; « le cotylédon et l'épicotyle (point végétatif) naissent l'un et l'autre de l'étage terminal (*q*) du proembryon » ; etc... Voilà qui est bien heureux. Ce serait plus fâcheux si le bourgeon se formait ailleurs que sur la partie caulinaire de l'embryon.

Certains auteurs, sans se défaire de la théorie du cotylédon, sont cependant plus précis. Pour VALLADE (1969), par ex., « (la) mise en place de l'apex caulinaire, s'effectue dans la

région apicale du proembryon, mais en marge de la zone axiale basophile ». De plus, tous les documents publiés montrent que l'initium se situe toujours sur le flanc du cône apical du protocorme, ainsi qu'il apparaît à l'excellente figure du *Najas lacerata* que nous reproduisons (p. 30).

Ces embryons, dont l'initium est subapical, sont exactement comparables aux pousses végétatives, les plus fréquentes chez les Monocotylédones, chez lesquelles il y a contiguïté de l'initium et de l'apex. Emportés par leur conviction, des auteurs seraient même tentés de faire l'inversion.

La préséance caulinaire est également attestée par le trajet procambial, tel qu'il est figuré ou signalé par les auteurs. Selon JUGUET (1971) « le caractère strictement terminal du cotylédon des *Cyperaceæ* est encore souligné par l'aspect rectiligne du faisceau procambial qui va, en droite ligne, de la base de l'hypocotyle au sommet du cotylédon... ». Pour VALLADE (1969) « Le corps embryonnaire possède typiquement une symétrie axiale ». Il est vrai que cet argument ne peut être généralisé, car il y a, inversement, des embryons chez lesquels les vaisseaux passent directement de la partie radulaire au bourgeon. Ces caractères sont à l'origine de la distinction, faite par GATIN (1906), entre embryons droits et embryons courbes (cf. E. 9).

En résumé, on voit que bien des auteurs font des efforts pour s'en tenir à la théorie cotylédonaire, alors que leurs propres observations montrent la réalité du protocorme ramifié.

8. La ramification (caractère subordonné du bourgeon) est attestée par la préfeuille

La préfeuille a une excellente valeur indicative. Elle s'observe à la base de tout rameau végétatif, ou florifère (bractéole) ; elle s'y trouve en position opposée à la feuille axillante (ou bractée), c'est-à-dire qu'elle est adossée à l'axe préalable (BUGNON, 1967 ; TOMLINSON, 1970 ; etc.). Sa présence sur l'embryon est donc une preuve irréfutable de la ramification. Très évidente chez les Graminées (F. 1), sous le nom de coléoptile, elle est plus rudimentaire, ou tardivement dégagée du protocorme, chez les autres Monocotylédones, et surtout, elle est désignée sous les noms divers de « gaine », « ochréa », « ligule », etc., qui en masquent la signification. Toutefois, sa position adossée est évidente.

9. La radicule est une partie de l'embryon ; l'embryon cœnogénétique (plantule) peut produire des racines adventives de deux générations organotaxiques

Malgré d'excellents travaux anatomiques, le problème racinaire de l'embryon donne lieu aux mêmes confusions que celui du cotylédon. Avec des termes mal définis, on se préoccupe de symétrie, polarité, priorité, morphologie, etc., alors que l'organographie est négligée, et que la structure réelle de l'embryon est méconnue.

Ainsi qu'il apparaît à ce type de phrase : « ... la radicule de l'embryon est une racine secondaire qui a remplacé très tôt la racine principale avortée », l'erreur la plus habituelle est de considérer que la première racine est la radicule, quelle qu'en soit la nature. GATIN (1906), par ex., à propos de certains Palmiers, distingue : « la « radicule », première racine

émise sur le côté ; la « racine latérale », seconde racine, émise dans l'axe, mais latéralement à la précédente ; la « gaine radriculaire », partie basale de l'embryon.

Pour nous, il n'est d'autre radicule que la base radriculaire elle-même. En effet, puisque l'homologie entre les embryons (proembryons) des Di- et Mono-cotylédones est admise par tous, la radicule, chez les deux classes, ne peut être qu'en continuité épidermique avec la partie caulinaire. Les embryons palingénétiques (Orchidées, G) sont démonstratifs à cet égard, car l'apparition tardive des premières racines adventives sur la pousse feuillée évite les confusions. Ainsi, pour VEYRET (1965 : 90), « ... la présence de poils absorbants sur le protocorme traduit sa nature exacte (de) radicule embryonnaire... ». En reconnaissant à la base radriculaire de l'embryon cœnogénétique la faculté d'extraire le bourgeon hors de la graine, KLEBS (1881-1885) la concevait bien comme étant la radicule des Monocotylédones. La remarque de REISSEK (1843) était également pertinente : « La coiffe racinaire est le corps radriculaire du bourgeon terminal avorté ; la radicule endogène dépend du bourgeon axillaire », ce qui donnait bien à comprendre le caractère secondaire du bourgeon et de la racine adventive. Ainsi comprise, la radicule a toujours un devenir très limité chez les Monocotylédones. Sa croissance peut s'arrêter dès son émergence hors de la graine ; ou bien elle s'allonge quelque peu avant d'être perforée par une racine adventive, comme chez les Graminées (F. 4), certaines Scillées (CHOUARD, 1931), etc., ce qui en a beaucoup facilité la compréhension.

Quant aux racines adventives, elles ne diffèrent en rien, par leur nature, de celles qui se forment sur la plante adulte. La présence de deux nœuds sur le blastophyte ramifié justifie certaines positions apparemment aberrantes : la racine, dite « radicule » par GATIN, est exactement celle du nœud préfoliaire, ce qui explique son orientation oblique ; par contre, la racine axiale, émise ultérieurement, dite « latérale » par ce même auteur, est celle du protocorme. C'est là un excellent exemple de dépassement, puisque la racine du rameau est émise avant celle de l'axe primaire. Ce type de dépassement ne doit pas être confondu avec celui selon lequel il y a seulement un raccordement vasculaire précoce entre la racine du protocorme et le bourgeon. De plus, nous ne nions pas que certains embryons aient des formes particulières, indépendantes des faits précédents. Enfin, des cas litigieux, entre radicule et certaines racines axiales, peuvent exister : c'est l'affaire des anatomistes. GATIN (1908) avait déjà signalé les différents degrés de l'endogénie, et considérait ce caractère comme évolutif.

En conclusion, le terme de radicule doit être réservé à la seule formation racinaire du proembryon. Si des auteurs ne veulent pas accorder cette qualité à toute base radriculaire, ils ne doivent cependant pas la reporter sur la première racine adventive émise. Les qualificatifs « primaire », « secondaire », etc., ne doivent pas être substantifiés, ni appliqués à des caractères de priorité.

10. La germination se fait « à reculons »

On me pardonnera cette expression, car elle traduit parfaitement ce qui différencie la germination des Monocotylédones de celle des Dicotylédones. GATIN (1906) avait déjà fait cette remarque que la germination des Palmiers se fait en deux étapes : 1) émergence de la base de l'embryon ; 2) germination proprement dite. Précisons que c'est seulement

au recul du bourgeon que nous faisons allusion, car le tropisme de la base radicaire est normal. Ce processus est général, sauf chez les espèces exalbuminées (Hélobiales) et chez celles dont l'embryon est latéral (Graminées). On peut dire qu'en aucun cas une plantule de Monocotylédones, parmi tous les types connus (CHOUARD, 1931 ; BOYD, 1932), n'est analogue à une plantule de Dicotylédones parmi les seize types proposés par DE VOGEL (1979). Les convergences elles-mêmes sont rares et ne peuvent prêter à confusion. Telle plantule de Monocotylédones, dont le protocorme est laminé et assimilateur, n'est pas comparable à celle d'une espèce monocotylée de Dicotylédones. Inversement, telle Dicotylédone à germination hypogée, dont les deux cotylédons restent inclus dans la graine, et dont la gemmule se dégage sur le côté, se distingue sans erreur de la plantule de Monocotylédone à protocorme haustorial.

Enfin, la germination rémotive, parfois très spectaculaire, ne diffère pas, dans le principe, du type habituel. C'est également par allongement que le protocorme (pétiole cotylédonaire des auteurs) peut entraîner « à reculons » le bourgeon axillaire jusqu'à 70 cm de profondeur, ou l'écarter de plus d'1 mètre de la graine (*Lodoicea*). On conviendra que ce serait beaucoup pour un « pétiole cotylédonaire ». Ce type de germination n'a pas son équivalent chez les Dicotylédones.

Ces caractères germinatifs, propres à chacune des deux classes d'Angiospermes, ne sont pas ceux qu'entraînerait une simple différence dans le nombre des cotylédons. Il y a de 80 à 95 % de Dicotylédones qui ont une plantule épigée (DE VOGEL, 1979) adaptée à une autotrophie rapide : paracotylédons assimilateurs, feuilles immédiatement déployées, etc. A l'inverse, la plupart des Monocotylédones cœnogénétiques ont une plantule qui reste un certain temps tributaire des réserves séminales : haustorium obligatoire, cataphylles médiocres, etc. Ces comportements respectifs correspondent à des structures différentes : cormus dicotylé, à croissance apicale, d'une part ; cormus haustorial, acotylé et ramifié, d'autre part.

11. Fonction de réserve et hypertrophie du cormus

Les embryons cœnogénétiques sont donc surtout caractérisés par leur comportement haustorial au cours de la germination. Si certains peuvent constituer des réserves au cours de la vie séminale, ce ne peut être que par le protocorme. C'est ce type d'embryon, caractéristique des Hélobiales, que SMIRNOVA (1964) qualifie d'autoembryonnaire. Ajoutons que les embryons haustorioscutellaires (SMIRNOVA, 1964) ont également cette faculté. Chez les Graminées, par ex., ce que l'on qualifie inutilement d'hypopeltatum ou de talon, n'est qu'une expansion du protocorme. Encore est-elle souvent décrite ou figurée de manière inexacte, d'après des coupes sagittales. En réalité, elle enveloppe souvent toute la plantule, comme chez les Panicées, par ex., et sa forme insolite ne le cède en rien à celles des embryons d'Hélobiales, des *Ruppia*, par ex. (LY THI BA, 1981).

Ces hypertrophies peuvent poser des questions en raison des déformations qu'elles occasionnent. Mais il est bien évident que l'on doit se garder de leur attribuer une signification organographique qu'elles n'ont pas.

F. LE MODÈLE GRAMINÉEN

WARDLAW (1954) estimait que les Graminées présentent le développement embryonnaire le plus complexe qu'il y ait parmi les végétaux. Pour nous, bien au contraire, ce sont les rapports organographiques entre scutellum, coléoptile et « mésocotyle », qui nous font comprendre la structure de l'embryon des Monocotylédones.

1. La préfeuille (= coléoptile = piléole)

Ayant justement abandonné le concept de ligule, les auteurs sont de plus en plus nombreux à admettre que le coléoptile est une première feuille : celle de la gemmule supposée axiale. Comme ils considèrent que le scutellum est également foliaire, ils doivent user de subterfuges pour expliquer l'anomalie phyllotaxique ainsi induite. Certains supposent des séquences inexacts dans l'ordre de formation des membres foliaires : 1) scutellum ; 2) épiblaste ; 3) coléoptile (NEGBI & KOLLER, 1963). GUIGNARD & MESTRE (1970) invoquent une anomalie signalée par LEVACHER (1970), selon laquelle, chez *Galanthus nivalis* L., « la préfeuille du bourgeon peut être superposée à la feuille qui l'axille ». D'une part, si cette anomalie était réelle, elle indiquerait précisément qu'il y a ramification sympodiale, avec absence de préfeuille ; d'autre part elle a été démentie par BRUNAUD & TURLIER (1971)¹. GUIGNARD & MESTRE (1970) suggèrent également que la différenciation précoce du coléoptile sur le scutellum, lui éviterait d'en subir l'antagonisme. Enfin, GUIGNARD (1975) imagine que le bourgeon serait un rameau au deuxième degré, ce qui donne un résultat également inexact (D. 5).

Ces auteurs ne s'aperçoivent donc pas que le coléoptile est une préfeuille avec ce que cela implique. Après PERCEVAL (1921), Mc CALL (1934) a cependant confirmé que « La ressemblance marquée entre coléoptile et prophylle ne peut être fortuite ». Malheureusement, il n'en déduit pas que c'est l'indice d'une ramification, et il avoue ne pouvoir expliquer la succession scutellum/coléoptile.

Pour moi (1957), la préfeuille (coléoptile) est la preuve irréfutable : 1) du caractère subordonné du bourgeon ; 2) du caractère caulinaire du scutellum, auquel elle est adossée.

La préfeuille des Graminées est particulièrement significative. On la retrouve à tous les niveaux : sur le bourgeon axillaire de chacun des nœuds végétatifs de la plante adulte ; dans l'utricule des *Coix*, où l'anthécie ♀ est axillaire ; dans le système ramifié des épillets, où elle est la paléa de l'anthécie, la lemma en étant la bractée axillante (JACQUES-FÉLIX, 1962, *fig. 1*) ; dans les inflorescences cymoïdes d'*Andropogoneæ* et de *Maydeæ*, telles que je les ai décrites sur *Coix lacryma-jobi* L. (JACQUES-FÉLIX, 1961). REEDER (1953 ; 1956) a déjà dénoncé la prétendue spécificité du coléoptile. Ajoutons que, sur les préfeuilles suivantes, les cordons vasculaires sont en nombre impair, mais ils sont rejetés hors de la partie dorsale, et deux d'entre eux sont plus développés, ce qui indique bien qu'il y a coaptation entre la préfeuille et l'axe sur lequel elle est adossée (JACQUES-FÉLIX, 1962, *fig. 11*).

1. Les controverses sont fréquentes sur ce sujet, en raison de la contiguïté des bourgeons subapicaux et de l'apex chez de nombreuses Monocotylédones (cf. E. 2).

2. Entrenœud d'empattement (= mésocotyle = pédicule)

La nature exacte du coléoptile étant admise, il n'y a pas de problème du « mésocotyle » : cet entrenœud raccorde le nœud du protocorme, à celui de la préfeuille. Malgré sa banalité organographique, en raison de quelques particularités anatomiques et physiologiques, dont la mise au point a été faite par TUCKER (1957), cette partie caulinaire a provoqué autant de vaines discussions que les autres parties du blastophyte (B. 6). On sait, d'après PRAT (1932 : 179-181), que son allongement peut atteindre jusqu'à 20 cm chez *Coix*. Ce même auteur exprime la particularité physiologique induite par le coléoptile en disant que « Le nœud piléolaire, contrairement à tous les autres, est bipolaire : il est encadré de deux massifs méristématiques... » (1945 : 56). Ces questions ont fait l'objet de nombreuses études ; elles sont étrangères à notre sujet.

En conclusion, toutes ces appellations : mésocotyle, épicotyle, hypocotyle, sont dépourvues de signification et sont à proscrire. Cependant, il ne suffit pas de dire, comme le font de nombreux auteurs, qu'il s'agit du premier entrenœud de la tige ; il convient de préciser que c'est l'entrenœud d'empattement du blastophyte. Par ailleurs il est parfaitement homologue de tous ceux qui suivent (hypoprophylles de F. BUGNON, 1967) sur le chaume (JACQUES-FÉLIX, 1962, *fig. 8*).

3. Genèse de la ramification

La première ramification des Graminées, telle qu'elle est démontrée par l'organographie, est donc celle du protocorme. Pourquoi un fait aussi évident, commun à tous les embryons cœnogénétiques des Monocotylédones, n'est-il pas admis ? Depuis HANSTEIN (1870), les anatomistes sont perplexes en raison de ce que le coléoptile se différencie sur l'étage supérieur du scutellum, avant que n'apparaisse le point végétatif. Mais c'est précisément le mode de croissance le plus habituel chez les Monocotylédones, dont nous avons vu (D. 2) qu'il est caractérisé par des primordiums foliaires annulaires, et souvent proéminents. Quant à la surrection du soubassement cellulaire, porteur du coléoptile et du point végétatif, n'est-ce pas un fait banal d'allongement intercalaire ! Que l'on me pardonne cette lapalissade, mais l'organologie est l'étude des organes, basée sur leur développement. Comme le préconisait TURPIN, il faut laisser « voir venir ». Il y a donc des déductions qui s'imposent : puisque le « mésocotyle » est un axe, avec sa préfeuille, il est nécessairement le rameau d'un axe préalable. Le scutellum est cet axe. Car ce n'est pas l'ontogenèse qui commet des erreurs ; ce sont les botanistes, pour justifier le cotylédon.

Depuis L. C. RICHARD, qui distinguait le blaste de l'embryon, plusieurs auteurs ont marqué de l'intérêt pour ce caractère temporaire du « corps primitif » (VALLADE, 1969) de la plantule, mais ils n'en ont pas déduit qu'il s'agissait du protocorme, premier axe terminé. En réalité, ce mode de croissance, avec élimination des premiers éléments des sympodes, se poursuit chez les espèces rhizomateuses et autres, comme je l'avais déjà schématiquement figuré (1957a). On peut le qualifier d'unipolaire (J. 4).

4. Radicule (= Coléorhize)

Nous avons indiqué (E. 9) le sens qu'il fallait donner au terme de radicule. Cette définition a été facilitée par l'embryon graminéen. La conception, proposée indépendamment par PACHKOV (1951), JACQUES-FÉLIX (1957), GUTTENBERG & PANKOW (1957), selon laquelle la coléorhize des Graminées est exactement la radicule, de croissance limitée et remplacée par des racines adventives, est aujourd'hui largement adoptée. Ceci, tant à la suite de déductions morphologiques, que d'examen histologiques approfondis (GUIGNARD, 1962, 1975; NEGBI & KOLLER, 1963; GUIGNARD & MESTRE, 1970; MLADA, 1974; PHILIP & HACCIUS, 1976; etc.).

5. Axilla (= fente cotylédonaire) et épiblaste

Je ne me battrai pas pour l'épiblaste (cf. E. 5). Rudiment cotylédonaire, ou simple excroissance, l'épiblaste a été très diversement interprété (voir synopsis JACQUES-FÉLIX, 1958b; BROWN, 1960). Ajoutons quelques opinions plus récentes : deuxième feuille embryonnaire (NEGBI & KOLLER, 1963); excroissance de la partie radiculaire (BROWN, 1965; MLADA, 1974); deuxième axe avorté (GUIGNARD, 1975a), etc.

Ce n'est pas son existence qui m'a guidé en 1957 dans la définition d'un bourgeon axillaire : c'est l'inverse. C'est la présence du bourgeon au niveau nodal du protocorme, qui m'a fait dire que s'il existait un cotylédon chez les Graminées, ce ne pouvait être que l'épiblaste. L'existence de cet organe semble en corrélation avec la position latérale de l'embryon. Plusieurs auteurs ont d'ailleurs souligné son rôle dans la rupture du tégument séminal, lors de la germination. Typiquement absent ou présent selon les groupes, c'est un bon caractère systématique que KINGES (1961) a bien étudié chez les *Eragrostæ*.

L'axilla, dépression du protocorme où se situe le bourgeon, est évidente sur tous les embryons cœnogénétiques. Parfois complètement refermée, on est bien obligé d'y voir une adaptation aux germinations « à reculons » (E. 10) qui doivent s'effectuer par le passage étroit des opercules ou pores germinatifs, ménagés dans le tégument séminal coriace, ou le noyau scléreux, des diaspores de nombreuses espèces.

G. L'EMBRYON PALINGÉNÉTIQUE ORCHIDÉEN N'EST PAS RAMIFIÉ

Les embryons palingénétiques sont ceux d'espèces qui vivent plus ou moins exclusivement en symbiose, ou en parasite, selon le degré de leur inaptitude à assurer les fonctions chlorophyllienne et d'absorption des solutions minérales. Les graines elles-mêmes sont généralement peu ou non albuminées. Il est intéressant de remarquer que l'on ne connaît pas de parasites parmi les Monocotylédones, et que les mycotrophes sont également peu répandus : Triuridacées; certaines Burmanniacées; quelques Orchidacées. Par contre, la blastogénèse par symbiose mycorhizique est générale chez les Orchidacées, bien que leur germination *in vitro*, sur solutions nutritives adéquates (MARIAT), permette de n'attribuer qu'un

strict rôle trophique à la mycorhize, et de mieux comprendre en quoi consiste l'hétérotrophie de l'embryon. Quant aux embryons palingénétiques et plantules de Dicotylédones, ce sont pour nous d'excellents arguments pour expliquer le protocorme des Monocotylédones.

a. *Embryons et plantules des Dicotylédones parasites obligatoires.*

L'embryon, plus ou moins rudimentaire, est préparé au mode d'établissement de la plantule. Celui des *Cuscutes* est réduit à une tigelle acotylée, sans radicule ; il ne peut survivre après émergence que par une contamination rapide de la plante-hôte (J. TRONCHET, 1961). Celui des *Viscum* (hémiparasites) est cotylé, sans radicule : c'est l'hypocotyle (caulinaire) qui implante des suçoirs dans les tissus de l'hôte ; l'exploitation prolongée des réserves séminales est assurée par le sommet de l'hypocotyle, les cotylédons étant très réduits et accolés (A. TRONCHET & MONTAUT, 1957 ; SALLÉ, 1975). L'embryon des Orobanches (holoparasites) est indifférencié et exige la stimulation d'un endophyte pour développer un appressorium plaqué sur l'hôte : les suçoirs sont caulinaires ; la hampe florale est un rameau de l'appressorium, car l'apex de l'embryon est avorté (CÉZARD, 1976).

D'autres exemples nous montreraient certains types végétatifs encore plus réduits. Ces modes de développement sont qualifiés d'unipolaires par TEREKHIN & NIKITICEVA (1968), en raison de ce qu'ils sont « terminés », au moins à l'une de leurs extrémités.

b. *Procaulome des Dicotylédones saprophytes et parasites facultatifs.*

Les embryons, chez ces espèces inaptés à l'assimilation chlorophyllienne, sont dépourvus de cotylédons. Ils sont indifférenciés — quelques cellules seulement chez les Pyrolacées (VEILLET-BARTOSZEWSKA, 1963) — et ne peuvent se développer qu'avec le concours d'une mycorhize. Les appareils végétatifs sont donc souvent réduits aux seuls organes d'absorption. Cependant, ils peuvent également produire des procaulomes (VELENOWSKY), sorte de rhizomes sur lesquels se forment les hampes florales, comme chez certaines Pyrolacées. Chez les *Thonningia*, ce procaulome se greffe et se tubérise sur les racines rencontrées au passage (MANGENOT, 1947).

Nous avons ouvert cette parenthèse pour montrer que l'embryon, chez les Dicotylédones dégradées par le parasitisme, s'apparente au protocorme acotylé des Monocotylédones. Dans les deux cas ce sont exclusivement les axes caulinaires¹ qui assurent les fonctions hétérotrophiques aux dépens des hôtes ou des réserves séminales.

1. Blastogénie du protocorme orchidéen

C'est à l'œuvre de N. BERNARD (1874-1911), tout entière élaborée de 1899 à 1909, que nous devons nos premières connaissances sur la biologie de la germination des *Orchidaceæ*. En ce qui concerne l'embryogénie et la blastogénie, nous nous appuyerons sur les résultats obtenus et rassemblés par VEYRET (1965) sur ces questions. Dans les conditions naturelles, la tubérisation mycorhizique est le préalable nécessaire à la blastogénèse germinative. Elle amène l'embryon à peu près au même stade que celui du type cœnogénétique avant organogénèse. Le protocorme manifeste sa reprise de croissance par une polarité cytographique prononcée, mais la suite de son développement est évidemment très différente ; il n'a besoin ni d'un allongement radiculaire pour assurer son extraction, ni d'un

1. Accordons les cas d'échanges racines/racines chez quelques parasites occasionnels, comme le sont certaines Scrophulariacées, par ex.

haustorium apical pour exploiter les réserves séminales. En conséquence, son apex, non dégradé par une fonction trophique, reprend sa croissance, donne une pousse végétative, d'abord avec des cataphylles, puis avec des feuilles progressivement normales. C'est alors que les racines adventives de l'axe feuillé se substituent aux poils absorbants du protocorme, et assurent l'autotrophie de la plante.

Contrairement à certains auteurs, VEYRET (1965) pense que la pousse feuillée est normalement axiale, et non adventive, ce qui n'exclut pas la formation accidentelle de bourgeons surnuméraires, du moins dans les conditions expérimentales. De toute manière, ce ou ces bourgeons sont la preuve indiscutable de la nature caulinaire de l'étage distal de l'embryon.

2. Le protocorme orchidéen n'est jamais cotylé

En travaillant sur ma conception du protocorme en 1957, il m'arrivait de penser que la connaissance d'un embryon poursuivant sa croissance apicale, en démontrerait la nature caulinaire. Cela ne peut se produire chez les embryons cœnogénétiques, en raison de la déchéance haustoriale, mais nous venons de voir que l'apex de l'embryon orchidéen reprend son activité, sans être assimilé à ce fameux « cotylédon terminal » qui rejetterait le point végétatif sur le flanc.

Cependant, VEYRET (1965) rapporte que certains embryons seraient cotylés, ce qu'elle exprime par la formule : « espèces cotylées : étage l = cotylédon ; espèces acotylées : étage l = point végétatif ». Il va de soi que, pour nous, le « cotylédon » invoqué est exactement la partie caulinaire de l'embryon. L'étage l des embryonomistes est déjà défini sur le proembryon ; il ne saurait changer de nature en cours de route. Chez les embryons cœnogénétiques, il est limité à son rôle haustorial et initie le bourgeon de substitution sur la zone nodale. Chez l'embryon orchidéen il est le premier entrenœud entre le protocorme tubérisé et la première feuille. Pour que l'embryon dit « cotylé » soit identique à celui du type général, il faudrait que l'apex soit systématiquement dégradé et remplacé par un bourgeon. Or, le développement de ce type d'embryon n'a pu être suivi par l'auteur : l'exemple du *Bletilla*, emprunté à BERNARD, n'est pas significatif, ni davantage ceux d'embryons figurés avec un bourgeon latéral, manifestement adventif d'après le manque de préfeuille. En réalité, non seulement rien n'indique que l'apex des embryons dits « cotylés » est « terminé », mais il montre, au contraire, une certaine activité méristématique signalée par l'auteur.

Pour nous, de tels embryons sont l'ébauche de ces plantules dont VEYRET nous entretient. En effet, plusieurs espèces ont pour caractère, ou sont capables sous certaines conditions, de produire des rhizomes tubérisés aphyllés, qui s'allongent de plusieurs entrenœuds avant de différencier une pousse feuillée. La question de savoir si ces axes sont monopodiques ou sympodiques mérite d'être posée, elle n'est pas essentielle.

En conclusion, dans tous les cas, les embryons orchidéens sont la démonstration de la nature caulinaire de l'étage l des embryonomistes, c'est-à-dire de la non existence du « cotylédon terminal ».

H. EMBRYONS SOMATIQUES

Des embryoïdes sont obtenus de plus en plus couramment à partir de cultures de tissu. Leur morphogenèse, y compris chez les Monocotylédones : *Bromus* ; *Allium* ; *Asparagus* ; *Iris* ; *Elæis guineensis* Jacq. (RABÉCHAULT & MARTIN, 1976), etc., est identique à celle des embryons issus du zygote.

I. MODÈLES ET GÉNÉRALISATION

Notre démonstration du protocorme ramifié peut se résumer d'après les deux modèles que fournissent les embryons orchidéen et graminéen. L'ontogenèse abrégée de l'embryon orchidéen en fait un modèle de simplicité. Le fait d'être séparé de la plante-mère dès l'état de proembryon, et d'être ainsi livré à l'autotrophie, même si c'est par mycotrophie interposée, a d'importantes conséquences sur la blastogenèse. L'afflux trophique se faisant par la région radriculaire, l'apex conserve sa faculté végétative. Ce proembryon est donc déjà un protocorme polarisé, dépourvu de cotylédon, susceptible d'auto-organisation, dont la croissance est monopodiale, comme chez l'embryon des Dicotylédones. En d'autres termes, c'est bien l'étage *l* qui est l'axe caulinaire, d'abord latent, puis actif.

Le proembryon des espèces cœnogénétiques étant identique, en tous points, à celui des *Orchidaceæ*, c'est également un cormus, dont l'étage *l* ne peut rien avoir de commun avec un cotylédon. D'où nous pouvons généraliser :

L'embryon de toutes les Monocotylédones est un protocorme, dont le sommet caulinaire ne peut être un cotylédon.

Les différences que manifestent ultérieurement les embryons cœnogénétiques dans la réalisation des blastophytes, sont exclusivement dues au mode de la nutrition intraséminale, et surtout à la préparation de la phase hétérotrophique de la germination. L'étage caulinaire du protocorme perd sa faculté méristématique, en raison de sa fonction haustoriale, mais il initie un bourgeon de remplacement, ainsi qu'il apparaît à l'embryon graminéen. En effet, le coléoptile, dont le caractère de préfeuille s'impose facilement, est l'indice irréfutable de la ramification. Rappelons que ce coléoptile a été longtemps considéré comme une ligule du « cotylédon ». En conséquence, l'organe homologue, qualifié de ligule ou d'ochréa chez les autres Monocotylédones, est également une préfeuille, et confirme que le point végétatif est un rameau. D'où nous pouvons généraliser :

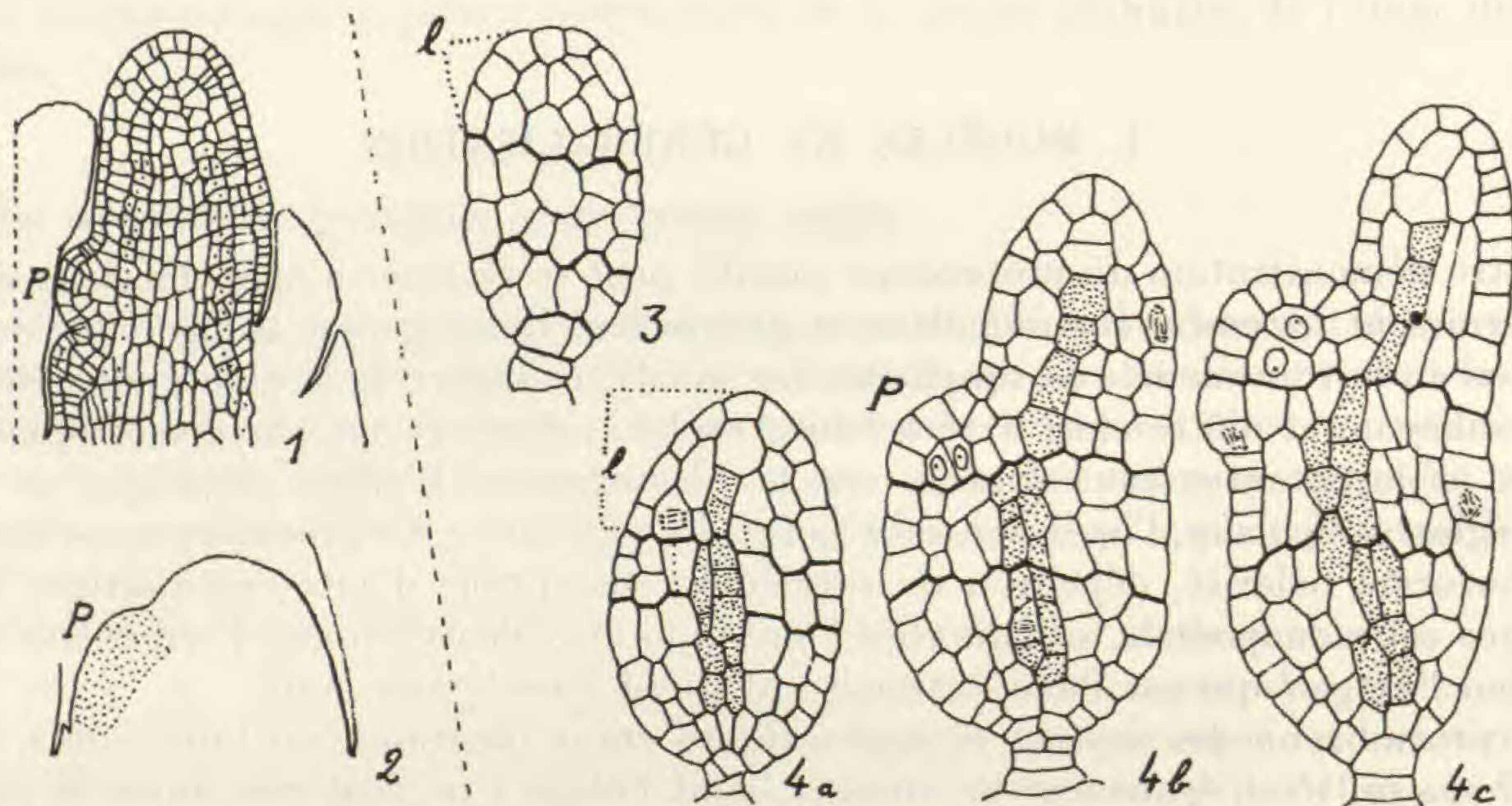
L'embryon cœnogénétique (blastophyte ou plantule) des Monocotylédones est un protocorme terminé à son apex, et ramifié sur le côté.

D'après plusieurs caractères de l'embryon graminéen, dont la formation simultanée de plusieurs racines séminales sur le nœud du protocorme, il est évident que la radicule ne peut être, ni toutes ces racines, ni une seule d'entre elles. En conséquence, c'est bien la

coléorhize qui est la radicule, ce qui correspond à la base radicaire chez les autres Monocotylédones. D'où nous pouvons généraliser :

L'embryon de toutes les Monocotylédones est un protocorme radiculé.

Ces généralisations ne sont aucunement abusives. Dans ce problème, qui agite depuis si longtemps l'embryologie, il est légitime de ramener les cas les plus complexes à ceux qui sont plus simples, ou plus compréhensibles ; ce que l'ontogénie ne peut que confirmer.



Pousses végétatives et embryons de Monocotylédones : 1, Apex de maïs (d'après Sharman, 1945, simplifié), le primordium (P) est très latéral ; 2, Apex de *Luzula pedemontana* (d'après CATÉSSON, 1965), le primordium (P) est subapical ; 3, Embryon d'une Orchidée, *Platycoryne paludosa*, dont la croissance apicale (VEYRET, 1965) apporte la preuve que l'étage *l* est caulinaire ; 4, Embryon du *Najas lacerata* (d'après SWAMY & LAKSHMANAN, 1962), dont le proembryon (4a), est identique à l'embryon palingénétique de l'Orchidée ; par suite de quel raisonnement peut-on dire que l'étage *l* est caulinaire dans le premier cas, et qu'il est cotylédonaire dans le second ? De toute évidence l'étage *l* du *Najas* n'est nullement un cotylédon. Le primordium (P) qui se développe (4b) sur la partie basse de cet étage caulinaire, n'est manifestement pas terminal ; il est même moins subapical que ne l'est celui de la pousse végétative de *Luzula*. Le trajet du faisceau procambial matérialise bien l'axe primaire du protocorme. Enfin, 4c est l'image exacte du blastophyte en voie d'être radiculé et ramifié.

N.B. : Les différences entre embryons cœnogénétiques et pousses végétatives consistent en ce que le primordium des premiers est directement celui d'un nouvel apex (bourgeon axillaire), alors que celui des secondes est d'abord foliaire (feuille axillante d'un futur bourgeon).

J. PLACE DES MONOCOTYLÉDONES PARMI LES CORMOPHYTES

1. Les conceptions embryologiques dans la définition et la phylogénie des Monocotylédones

L'embryologie est évidemment la première sollicitée des diverses disciplines qui, de la paléobotanique à la palynologie, interviennent dans les conceptions discordantes de

l'histoire des Monocotylédones. Malheureusement, elle n'a pas, jusqu'à présent, apporté la clarté désirable, en raison du dogme du cotylédon dont elle est encombrée.

a. Le concept du « cotylédon phyllopodial » suppose l'autonomie des Monocotylédones. Pour toute une série d'auteurs (D. 2), ce type de développement est « la clé de la compréhension de tous les embryons monocotylés » ; « la position du cotylédon est une caractéristique des Monocotylédones » ; etc. Lorsque SOUÈGES est critiqué par HACCUS (1952), il réagit vivement, tant en embryologiste qu'en généraliste : « Si, dit-il, le cotylédon était latéral, comme chez les Dicotylédones, ainsi disparaîtrait la différence fondamentale qui sépare les deux grandes classes d'Angiospermes » (1954). Il précise ailleurs, et en plusieurs occasions, que ce qui distingue les Mono- des Di-cotylédones « ce sont la nature axiale du cotylédon chez les premières et leur nature appendiculaire chez les secondes ». On ne peut être plus net. Selon cet auteur (1959), la séparation des deux classes se serait produite chez les Proangiospermes (ENGLER), à la suite d'une mutation, « simple accident », qui aurait provoqué la formation du point végétatif à l'apex de l'embryon, dans un cas, et latéralement, dans l'autre, avec toutes les conséquences que cela pouvait entraîner sur la structure et le mode de croissance.

b. Les auteurs, pour qui la monocotylie est un caractère original (D, 1^{er} §), ne sont pas engagés dans le choix d'une filiation. Par contre, ceux dont la conviction est que les deux types d'embryons des Angiospermes sont évolutifs, partagent aisément l'idée d'un rapport direct entre les deux classes. Quelques phylogénétistes (J. 5) ont soutenu une filiation dans le sens monocotylie-dicotylie (WORSDELL, 1916). Plus nombreux sont ceux qui invoquent une évolution de sens inverse (D. 3) à l'appui de leurs autres arguments. C'est TAKHTAJAN (1966), par ex., dont l'opinion antérieure se trouve confortée par son ralliement à une conception évolutive de l'embryon. Pour GUIGNARD & MESTRE (1969b) « il n'y a pas de différence fondamentale entre les Mono- et Di-cotylédones quant à l'origine de leurs cotylédons et à leur valeur morphologique... « Il n'est pas indispensable d'envisager une séparation très ancienne des deux phylums... Une origine polyphylétique des Monocotylédones à partir d'un stock ancestral de Dicotylédones peut être plus valablement considérée ». La théorie unitaire de GUIGNARD (1975a) confirme ce point de vue.

c. Après réexamen de l'ensemble des caractères de l'embryon, MESTRE (1981) change complètement d'opinion, et conclut que « ... les Monocotylédones pourraient être considérées comme des Angiospermes primitives directement issues des Ptéridophytes ». Cette nouvelle conception est positive dans son principe, mais nous verrons plus loin (J. 2) que les arguments organographiques utilisés ne sont pas recevables.

Certains des anciens embryologistes, CELAKOWSKY, HOFMEISTER, COULTER & CHAMBERLAIN, etc., ont également rapproché le type embryonnaire des Monocotylédones de celui des Ptéridophytes (*Ceratopteris*, *Isoetes*, etc.), voire même de celui des Bryophytes, mais en se basant principalement sur la discontinuité organographique entre l'axe primaire, qu'ils comparaient à un thalle, et le bourgeon actif.

d. Notre notion du protocorme, valable pour l'ensemble des Monocotylédones, permet de se libérer des théories cotylédonaires précédentes. Elle renforce l'idée d'une autonomie complète des Monocotylédones ; elle conduit nécessairement à en situer l'origine dans une souche ancestrale distincte (JACQUES-FÉLIX, 1958b).

2. Évolution biomorphologique de l'embryon, des Ptéridophytes aux Angiospermes

D'après ce que nous savons des embryons et plantules, y compris ceux et celles de certaines Dicotylédones (G. a & b), les feuilles sont essentiellement des organes d'assimilation chlorophyllienne, alors que les fonctions haustoriales exclusives, tant aux dépens des réserves séminales que des plantes-hôtes, sont dévolues aux axes caulinaires.

L'évolution de ces caractères, au travers des Ptéridophytes et des Angiospermes, et dans chacun de ces groupes respectivement, montre que l'acquisition précoce de premières feuilles, ou de cotylédons assimilateurs, progresse des Ptéridophytes aux Dicotylédones, où elle atteint son maximum chez les espèces à paracotylédons. En d'autres termes, l'évolution conduit à un raccourcissement de la phase hétérotrophe du blastophyte, grâce à une nutrition de plus en plus directe de l'embryon par la plante-mère. Ceci, d'abord par le passage fondamental de l'embryon prothallien à l'embryon séminal ; puis, par la poursuite inégale de cette évolution chez les Angiospermes. A cet égard, il est bien évident que l'embryon acotylé des Monocotylédones, tout en montrant lui-même une gamme évolutive étendue (BOYD, 1931), est plus primitif, par sa structure et sa fonction, que celui des Dicotylédones, ce que nous avons vérifié par les germinations (E. 10). Si, indépendamment des caractères strictement embryogéniques, nous le comparons maintenant à celui des Ptéridophytes, nous sommes amenés à trouver quelques traits communs. Tout d'abord, nous constatons que les ptéridologues sont confrontés à de mêmes problèmes de blastogénie : les uns maintiennent que la croissance est phyllopodiale, les autres constatent la présence d'un axe, ce qui est plus généralement admis (GUERVIN & LE COQ, 1972). Puis, si nous essayons de comprendre la blastogénie de telle espèce, du *Gymnogramme sulphurea* L., par ex., d'après celle du protocorme ramifié des Monocotylédones, nous postulons que l'haustorium, fâcheusement qualifié de « pied », serait l'étage distal du protocorme. Celui-ci aurait donc une polarité endoscopique, c'est-à-dire inverse de celle qui est normalement attribuée aux Leptosporangiées. Ce serait la croissance de la partie proximale qui pousserait « à reculons » (E. 10), hors du prothalle, le blaste lui-même, polarisé par son point végétatif et sa première racine adventive. HANSTEIN, réfuté par VLADESCO (1935), avait déjà homologué le « pied » à l'axe primaire. Plus récemment, des ptéridologues ont relaté la discontinuité de la vascularisation chez la plantule d'*Equisetum* (LAROUCHE, 1965) ; ou de *Gymnogramme* (GUERVIN & LE COQ, 1972) ; ces derniers ont même comparé l'élément vascularisé primaire à l'axe hypocotylé des Spermatophytes. Je pense que ces remarques sont favorables à mon interprétation, car la discontinuité signalée par ces auteurs, peut être considérée comme une ébauche de la ramification des embryons cœnogénétiques chez les Monocotylédones.

On me dira que ces homologues ne sont en réalité que de simples convergences morphologiques, sans signification organographique. Cependant, selon le principe de l'embryologie comparée, si des rapports existent entre Monocotylédones et Ptéridophytes, c'est nécessairement sur leurs embryons qu'ils peuvent être décelés. L'objectif est donc d'élucider le passage de l'embryogénie à l'organogénie, en se basant sur le concept du protocorme ramifié, plutôt que de s'attarder à des histoires de « terminalité » ou de « latéralité » du « cotylédon ».

Les remarques très récentes¹ faites par MESTRE (1981) sur les caractères embryogé-

1. Je n'ai pu consulter cette étude qu'au moment de remettre mon manuscrit à l'impression.

niques des Ptéridophytes et des Monocotylédones vont dans ce sens. Malheureusement, en accablant l'embryon graminéen d'organes inexistants, MESTRE persiste dans une conception (B. 5) contraire à ce principe de l'ontogénie, selon lequel ce sont précisément les structures élémentaires de l'embryon qui permettent les brillants résultats obtenus en embryologie comparée. Je ne pense donc pas que les rapports entre l'embryon des Fougères et le protocorme ramifié des Monocotylédones, puissent se situer à ce niveau des homologues factices.

3. Réfutation des arguments invoqués pour une filiation Di-/Mono-cotylédones

Les systématiciens qui estiment que cette filiation est la plus plausible, se plaisent à souligner le manque d'originalité des Monocotylédones. EMBERGER (1960), par ex., énumère quatorze caractères communs aux deux classes ; de plus, il distingue trois phylums de Monocotylédones, dont l'un inclut les Pipérales. Pour KUDRYASHOV (1965), les Monocotylédones n'ont que des caractères secondaires, et sont issues de différents groupes de Dicotylédones. Mais que valent certaines de ces appréciations alors que celle concernant l'embryon est manifestement erronée ! Ces conceptions accréditent l'idée que le passage d'une classe à l'autre (à l'échelle phylogénétique toutefois) se ferait au gré de la perte d'un cotylédon, ce qui est faire totalement abstraction des autres caractères, ceux des organes végétatifs n'étant pas les moins importants. S'il en était comme le disent ces auteurs, nous aurions des Monocotylédones, çà et là, parmi les Dicotylédones, comme nous avons des apétales. Selon cette optique, certains des caractères en cause, ceux de l'embryon par exemple, seraient surévolués, au sens de GAUSSEN, ce qui semble peu probable. Pour preuve de leur évolution, EMBERGER (1960) souligne que les caractères archaïques, décelés chez certaines Dicotylédones, n'apparaissent jamais chez les Monocotylédones. Comment celles-ci pourraient-elles présenter les archaïsmes d'un phylum auquel elles n'appartiennent pas ? L'apocarpie est évidemment le point fort qui justifierait l'origine commune des deux classes. D'une part, ce caractère primitif peut fort bien être partagé par des groupes parallèles, sans impliquer une filiation. D'autre part, LI THY BA (1981) a montré que l'opinion classique d'une liaison Ranales/Hélobiales est infirmée par l'embryogénie. La néoténie a été également citée comme étant l'une des causes de la secondarisation des Monocotylédones (ТАКХТАЈАН, 1966). Cela me paraît peu probable et superflu. CHOUARD (1952) a déjà fait allusion à ce facteur comme étant susceptible de produire expérimentalement de nouveaux taxons. Effectivement, il y a des espèces néoténiques chez les Monocotylédones (TOMLINSON, 1979), comme il y en a chez les Dicotylédones, mais ce processus ne peut être à l'origine de toute une classe d'Angiospermes.

4. Autonomie et archaïsme des Monocotylédones

De nombreux auteurs, de disciplines diverses, ne partagent pas les opinions précédentes. Indépendamment de ceux qui ont rapproché les Monocotylédones des Ptéridophytes, d'après les caractères de l'embryon, d'autres, LINDIGER (1910) cité par CHAUVEAUD (1923), CAMPBELL (1928), etc., ont également suggéré cette même origine. Parmi les paléobota-

nistes, BOUREAU (1954), par ex., a estimé que les documents fossiles de Monocotylédones remontent plus haut dans le passé qu'il n'est admis habituellement, et se rattacheraient significativement aux Ptéridophytes. CORNER (1964), s'appuyant sur des considérations générales, est persuadé que les Monocotylédones sont apparues avant les Dicotylédones. TOMLINSON (1970), en se consacrant principalement à leur étude, entend réagir contre l'attitude qui consiste à traiter les Monocotylédones en « parents pauvres » des Angiospermes, et à sous-estimer les caractères qui en font l'unité. Il me paraît également opportun d'insister sur leurs caractères structuraux et biomorphologiques, qui permettent de mieux les situer parmi les Cormophytes.

Bien que nous ayons eu à réaffirmer la préséance de l'apex dans le processus de la croissance (D. 2), ce n'est cependant pas par hasard si, phyllopoide, phyllorhize, unité de croissance, etc., ont été conçus d'après le modèle des Monocotylédones et des Ptéridophytes (chez les Psilophytales, la primauté caulinaire est, cependant, plus clairement affirmée, A. TRONCHET, 1954). La participation des feuilles à l'édification et à l'épaississement des axes, à défaut de croissance secondaire, est une caractéristique importante de ces deux groupes, à laquelle de nombreux travaux ont été consacrés. C'est ce manque de netteté dans la distinction histologique de la tige et des bases foliaires qui fait dire à certains auteurs que ces plantes n'ont pas de vraies feuilles. Cela se traduit encore plus simplement : par les caractères foliaires classiques (gaine, nervation) ; par le fait que les feuilles ne sont jamais nettement caduques mais marcescentes, etc.

Le caractère adventif de l'appareil racinaire commence dès l'embryon. A ce propos, nous avons déjà suggéré (1958b) qu'il s'agissait d'un caractère archaïque, et non d'une dégradation évolutive de la radicule, comme le pensait ПАЧКОВ (1951). Bien au contraire, c'est la radicule qui s'est affirmée au cours de l'évolution chez les autres Spermatophytes. Ainsi, l'appareil racinaire des Monocotylédones se rapproche surtout de celui des Ptéridophytes, d'autant que, dans les deux cas, la mycotrophie (condition primitive, dont les plantes tendent à s'affranchir au cours de l'évolution, BOULLARD, 1958) y est plus fréquente que chez les Dicotylédones.

Ces deux caractères fondamentaux : croissance cambiale nulle ou médiocre ; système racinaire adventif, déterminent les types biomorphologiques et en limitent les possibilités. Certes, il ne manque pas de Dicotylédones traçantes, mais c'est presque le cas général chez les Monocotylédones, où les arbres à pivot racinaire sont inexistantes, les espèces dendroïdes rares. Plus généralement ce sont des herbes aux axes débiles (stolonifères et rhizomateuses) ; ou aux axes réduits à l'extrême (bulbeuses). Chez ces formes de végétation, que l'on peut qualifier d'unipolaires, l'individu disparaît au profit de la colonie diffuse et migratrice, avec dépérissement des parties anciennes, caractère sur lequel CHAUVEAUD (1923) avait déjà attiré l'attention. En conséquence, ce sont les Monocotylédones qui, partout, fournissent les effectifs des géophytes et hémicryptophytes, sans être aucunement des formes secondairement adaptées.

Nous avons rappelé ces simples faits pour bien marquer qu'il n'est pas si facile de passer d'une structure de Dicotylédone à celle de Monocotylédone, comme certains auteurs le donnent à croire. Que les Monocotylédones aient reçu quelques familles litigieuses, c'est possible ; qu'elles soient mono- ou poly-phylétiques, cela ne me préoccupe pas. Je pense seulement que, par l'ensemble de leurs caractères, ce n'est pas possible de les assimiler à quelques essais malheureux de l'évolution des Dicotylédones.

5. Âge des Monocotylédones

La phylogénie donne lieu déjà à bien des hypothèses faciles. Cependant, le renouvellement des perspectives qu'introduit l'exacte connaissance de l'embryon, m'autorise à quelques réflexions sur les deux aspects, phylogénétique et chronologique, du problème, tels qu'ils se trouvent réunis dans cette phrase de CORNER (1964) : « ... Ainsi, les forêts tropicales de fougères arborescentes, de Ptéridospermes et de Cycadales, semblent avoir laissé la place à des forêts de palmiers, avant que ne soient établies les forêts de Dicotylédones à larges feuilles ».

Les caractères de l'embryon — c'est toute notre démonstration — excluent un phylum Di-/Mono-cotylédones. Peut-on supposer une évolution de sens inverse, selon laquelle il suffirait de savoir comment s'est faite la transformation de l'embryon monocotylé en embryon dicotylé (WORSDELL, 1916 ; CORNER, 1964) ; ou comment l'embryon dicotylé est né de l'embryon acotylé (JACQUES-FÉLIX, 1958b) ? Je pense aujourd'hui qu'une telle idée est incorrecte, et qu'il est préférable de rechercher des origines distinctes aux deux classes que l'angiospermie a rapprochées. Se pose alors la deuxième question : quand ? ; non dans l'absolu, ce à quoi nous ne saurions répondre, mais relativement aux deux classes concernées. Malgré les quelques découvertes qui pourraient atténuer les conclusions de la paléobotanique, il faut probablement accepter pour vrai l'antériorité des Dicotylédones. C'est-à-dire que, dans la proposition de CORNER, l'idée que les Monocotylédones descendent directement des paléocormophytes, et qu'elles les remplacent dans les paysages végétaux, serait exacte ; par contre, l'idée qu'elles ont précédé les Dicotylédones, ne le serait pas. Ce n'est pas un problème... toutes nos reconstitutions phylogénétiques font état de tels phylums dont l'évolution s'attarde. Dans le cas présent, les Monocotylédones, bien qu'ayant conservé certains des caractères végétatifs archaïques des Ptéridophytes, en seraient un rameau jeune (relativement aux Dicotylédones), mieux armé pour résister aux feuillus des biocénoses actuelles, selon le tableau que nous en donne CORNER à propos des forêts tropicales.

K. CONCLUSIONS

« Ainsi donc, le « cotylédon », d'un certain nombre de Monocotylédones tout au moins, ne paraît pas être autre chose qu'une tigelle à accroissement terminal promptement interrompu, et à cette tigelle correspondrait une radicule à avortement généralement rapide que remplaceraient bientôt des racines adventives, tout comme un bourgeon adventif remplacerait sur la tigelle la gemmule terminale qui lui fait défaut ».

BAILLON, Dict. Bot. 3 : art. Reproduction, p. 714 (1891).

Eh oui ! c'est lorsque le texte de cette note était déjà en place, que j'ai découvert BAILLON. Alors qu'il ne dit rien aux articles relatifs à cette question, c'est dans celui, remarquable, de la « Reproduction » qu'il développe son idée. Nous courons les Bibliothèques à la recherche de tous articles d'embryologie, alors que BAILLON a déjà dit ce que nous cherchions, là, dans ce gros ouvrage à portée de notre main.

Partant de l'embryon de l'*Alisma plantago* pour mettre en doute la conception d'une

gemmule latérale et d'un cotylédon terminal, il poursuit sa démonstration par les embryons du *Lemna*, des Orchidées, etc., pour parvenir à sa conclusion, également valable pour la radicule.

Il ajoute encore : « Chez ces plantes (les Graminées) le scutelle ne serait plus alors qu'une tigelle à prompt arrêt terminal, un axe dont la *vraie* radicule avorterait également de très bonne heure, comme chez les *Lemna*. La « gemmule » deviendrait un simple bourgeon latéral issu de la tigelle, bourgeon qui, comme tous ceux de la plante adulte, débiterait par une pré-feuille binerviée, la *piléole* ».

Il est bien fâcheux que cette conception fondamentale de BAILLON ait été si totalement ignorée, ou celée, tant par les chercheurs que par les auteurs d'ouvrages didactiques. En ce qui me concerne, si je regrette d'avoir dû trouver moi-même (1957) cette juste interprétation de l'embryon, que je recherchais pour mon travail sur les Graminées (1962), je suis plutôt satisfait de me retrouver en aussi bonne compagnie.

Le renfort que m'apporte BAILLON me dispense d'une longue conclusion. Les péripéties que connaît l'ontogénie des Monocotylédones n'ont probablement pas d'équivalent dans l'histoire de l'embryologie. Alors que les recherches embryogéniques ne prêtent guère à discussion, le passage à l'organogénie donne lieu à des interprétations divergentes sur la définition des structures observées. Cette situation, un peu extraordinaire après plus d'un siècle d'anatomie, tient à ce que les écoles qui s'opposent sur ce sujet sont également dans l'erreur, et faussent toute tentative d'embryologie comparée.

Dans cette note, je me suis efforcé, d'abord de dénoncer les idées préconçues qui altèrent le jugement des observateurs ; puis, de montrer que la structure réelle de l'embryon cœnogénétique est celle d'un axe primaire (protocorme) ramifié. Cette structure est confirmée, *a contrario*, par l'embryon orchidéen. A ce propos, il est intéressant de remarquer que ce dernier type d'embryon intervient dans la compréhension de l'ontogénie des Monocotylédones de cette même façon que les larves palingénétiques ont permis d'élucider certains problèmes d'embryologie animale. En rapprochant directement l'embryon cœnogénétique de l'embryon prothallien, cela laisse entendre que le caractère rudimentaire de celui des Orchidées n'est pas primitif mais évolutif. La présente conception, élaborée par nous dès 1957, suggérée antérieurement par BAILLON dans un article ignoré des intéressés, est la seule qui permette de sortir l'embryologie des Monocotylédones de sa crise.

BIBLIOGRAPHIE

Les références antérieures à 1962, et figurant dans le travail de GUIGNARD (1962), ne sont pas répétées ici.

ARSTCHWAGER, E. & Mc GUIRE, R. C., 1949. — Cytology of Reproduction in Sorghum vulgare. *Journ. Agr. Res.* 78 : 659-673.

BAILLON, H., 1891. — *Dictionnaire des Plantes* 3, Paris.

BATYGINA, T. B., 1969. — On the possibility of a new type of embryogenesis in Angiospermæ. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 32 : 335-341.

BIRCH, W. R., 1963. — Epiblast in gramineæ. *Nature* 198 (4877) : 304.

BOULLARD, B., 1958. — *La mycotrophie chez les Ptéridophytes. Sa fréquence, ses caractères, sa signification*. Thèse, Bordeaux.

- BOUREAU, E., 1954. — Sur les structures affines ou convergentes du *Palmoidopteris lapparenti* Boureau (Albien) et les Monocotylédones actuelles. *VIII^e Congrès inter. Bot. Paris*, sect. 5 : 191-193.
- BROWN, W. V., 1960. — The morphology of the grass embryo. *Phytomorph.* 10 : 215-223.
- BROWN, W. V., 1965. — The grass-embryo — A rebuttal. *Phytomorph.* 15 : 274-284.
- BRUNEAUD, A. & TURLIER, M.-F., 1971. — Structures monopodiale et sympodiale : étude de quelques exemples d'interprétation controversée. *Bull. Soc. bot. Fr.* 118 : 543-560.
- BUGNON, F., 1967. — Comparaison des manifestations morphologiques de la polarité primaire dans les bourgeons axillaires, dérivés de la condition axillaire et adventifs. *Bull. Soc. bot. Fr.* 114 : 21-32.
- BUGNON, F., 1978. — La feuille des Graminées : données nouvelles sur son organogenèse. *Bull. Soc. bot. Fr.* 125 : 153-165.
- CAMPBELL, D. H., 1928. — The phylogeny of the Angiosperms. *Bull. Torrey Bot. Club* 55 : 479-497.
- CATESSON, A. M., 1953. — Structure, évolution et fonctionnement du point végétatif d'une Monocotylédone : *Luzula pedemontana* Boiss. & Reut. (Jonc.). *Ann. Sc. nat., Bot.* 14 : 253-291.
- CÉZARD, R., 1976. — Orobanchacées : VI. Germination et premiers stades de croissances d'*Orobanche picridis* Schultz. *Bull. Acad. Sc. Lorr.* 15 : 45-69.
- CHAUVEAUD, G., 1923. — Dans le monde des plantes vasculaires, le type unicotylé serait en voie d'acquérir la prépondérance. *Rev. gén. Bot.* 35 : 440-454.
- CHOUARD, P., 1931. — Types de développement de l'appareil végétatif chez les Scillées. *Ann. Sc. nat., Bot.*, ser. 10, 13 : 131-323.
- CHOUARD, P., 1952. — Morphogenèse, Tératogenèse et Évolution. La leçon de quelques exemples. *Année biol.* 28 (7-8) : 243-270.
- CORNER, E. J. H., 1964. — La théorie du Durian, ou l'origine de l'arbre moderne. Adaptation par N. & F. Hallé (2^e partie). *Adansonia*, ser. 2, 4 : 156-184.
- EMBERGER, L., 1960. — In CHADEFAUD & EMBERGER : *Traité de Botanique. II. Les végétaux vasculaires*, Paris.
- FAVARGER, C., 1954. — Sur une fonction curieuse de l'albumen pendant la germination. *Bull. Soc. bot. Suisse* 64 : 83-93.
- FAVARGER, C., 1957. — Sur deux critères nouveaux utilisables dans la taxinomie des Saxifragacées. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 18 : 125-137.
- FLEISCHER, E., 1874. — Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dikotylen. *Flora* 57 : 369 ; 385 ; 401 ; 417 ; 433.
- FOARD, D. E. & ARBER, A. H., 1962. — Use of growth characteristics in studies between epiblast and coleorhiza. *Amer. J. Bot.* 49 : 520-523.
- GATIN, C.-L., 1908. — Recherches anatomiques sur l'embryon et la germination des Cannacées et des Musacées. *Ann. Sc. nat., Bot.*, ser. 9, 8 : 113-146.
- GAUTHERET, R. J., 1945. — Recherches sur la polarité des tissus végétaux. *Rev. Cytol. Cytophysio. vég.* 7 : 45-215.
- GOURSAT, M.-J. & GUIGNARD, J.-L., 1970. — De la présence d'hydathodes dans le coléoptile d'*Hordeum vulgare* L. *Bull. Soc. bot. Fr.* 117 : 243-246.
- GUÉDÈS, M., 1968. — Sur l'interprétation du coléoptile des Graminées. *C. r. Acad. Sc.* 267 : 306-308.
- GUERVIN, C. & LE COQ, C., 1972. — La tige et l'organisation post-embryonnaire du *Gymnogramme sulphurea* Desv. I. Données anatomiques. *Bull. Soc. bot. Fr.* 119 : 383-398.
- GUIGNARD, J.-L., 1962. — Recherches sur l'embryogénie des Graminées ; rapports des Graminées avec les autres Monocotylédones. *Ann. Sci. nat., Bot.*, ser. 12, 2 : 491-610 (Thèse 1961).

- GUIGNARD, J.-L., 1975a. — Du cotylédon des Monocotylédones. *Phytomorph.* 25 : 193-200.
- GUIGNARD, J.-L., 1975b. — Embryogénie et classification embryogénique. *Bull. Soc. bot. Fr.* 122 : 281-294.
- GUIGNARD, J.-L. & MESTRE, J.-C., 1969a. — Embryogénie des Amaryllidacées. L'origine du cotylédon chez l'Agapanthus umbellatus L'Hér. *C. r. Acad. Sc.* 268 : 3068-3070.
- GUIGNARD, J.-L. & MESTRE, J.-C., 1969b. — L'origine du cotylédon et du cône végétatif de la tige chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. bot. Fr.* 116 : 207-214.
- GUIGNARD, J.-L. & MESTRE, J.-C., 1970. — L'embryon des Graminées. *Phytomorph.* 20 : 190-197.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B., 1978. — *Tropical trees and forests ; an architectural analysis*, 441 p., Berlin.
- HACCIUS, B. & LAKSHMANAN, K. K., 1966. — Vergleichende Untersuchung der Entwicklung von Kotyledon und Sprossspitze bei Pistia stratiotes und Lemna gibba ein Beitrag zum Problem der sogenannten terminalen Blattoorgane. *Beitr. Biol. Pfl.* 42 : 425-443.
- HACCIUS, B. & PHILIP, V. J., 1979. — Embryo Development in Cocos nucifera L. : A Critical Contribution to a General Understanding of Palm Embryogenesis. *Pl. Syst. Evol.* 132 : 91-106.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1957 & 1958a. — Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées : La nature axillaire de la gemmule. *C. r. Acad. Sc.* 245 : 1260-1263. — La nature adventive des racines séminales. *C. r. Acad. Sc.* 245 : 2085-2088. — Conséquences terminologiques et rapports avec les autres types d'embryons. *C. r. Acad. Sc.* 246 : 150-153.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1958b. — Évolution des idées sur l'embryon des Gramineæ. *83^e Congrès des Sociétés savantes*, Poitiers, 1958 : 323-337.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1961. — Observations sur la variabilité morphologique de Coix lacrymajobi, *J. Agric. trop. Bot. appl.* 8 : 44-56.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1962. — *Les Graminées d'Afrique tropicale*, 345 p., Paris.
- JUGUET, M., 1971. — *Embryogénie des Cypéracées et des familles voisines. Application à la connaissance de l'embryon des Monocotylédones et à la systématique*. Thèse, Amiens, 300 p. miméograph.
- JUGUET, M., 1973. — Expression précoce de la monocotylédonie et mise en place du cotylédon et du point végétatif de la tige chez quelques Monocotylédones, avec quelques remarques sur les types de symétrie des embryons de Monocotylédones et de Dicotylédones. *Mém. Soc. bot. Fr.* : 337-354.
- KINGES, H., 1961. — Merkmale des Gramineenembryos. Ein Beitrag zur Systematik der Gräser. *Bot. Jahrb.* 81 : 50-93.
- KUDRYASHOV, J., 1964. — L'origine de la monocotylie, d'après l'exemple des Helobieæ (en russe). *Bot. Zh.* 49 : 473-486.
- LAROCHE, J., 1965. — Deux systèmes vasculaires, correspondant à deux stades de l'évolution, se succèdent dans la première pousse transitoire d'Equisetum arvense L. *C. r. Acad. Sc.* 261 : 1891-1894.
- LEBÈGUE, A., 1966. — Nouveaux aspects d'une classification embryologique. *Bull. Soc. bot. Fr.* 113 : 129-133.
- LEVACHER, P., 1970. — La croissance sympodique du Perce-neige (Galanthus nivalis L.), et la position superposée de la préfeuille du bourgeon de remplacement. *C. r. Acad. Sc.* 271 : 1079-1082.
- LONGEVIALLE, M., 1973. — Compléments d'informations apportés par l'étude des surfaces en embryogénie. Application à l'étude du développement embryonnaire chez Asparagus officinalis L. *Mém. Soc. bot. Fr.* : 367-382.

- LY THI BA, 1981. — Recherches sur la phylogénie des Ranales et des Hélobiales. *Rev. Gén. Bot.* 88 : 43-82 ; 105-197 ; 201-252 ; 347-373 (Thèse 1980).
- LY THI BA, CAVÉ, G., HENRY, M. & GUIGNARD, J.-L., 1978. — Embryogénie des Potamogetonacées. Étude en microscopie à balayage de l'origine du cotylédon chez *Potamogeton lucens* L. *C. r. Acad. Sc.* 286 : 1351-1353 + 2 pl.
- MANGENOT, G., 1947. — Recherche sur l'organisation d'une Balanophoracée : *Thonningia sanguinea* Vahl. *Rev. Gén. Bot.* 54 : 326-335.
- MARTIN, A. C., 1946. — The comparative Internal Morphology of Seeds. *Amer. Midl. Natur.* 36 (3) : 513-660.
- MESTRE, J.-C., 1967. — La signification phylogénétique de l'embryogénie. *Rev. Gén. Bot.* 74 : 273-324.
- MESTRE, J.-C., 1981. — Embryogénie et phylogénie des végétaux supérieurs. *Ann. Biol.*, 4^e sér., 20 (1) : 61-86.
- MESTRE, J.-C. & GUIGNARD, J.-L., 1973. — La polarité du zygote et la symétrisation du proembryon chez les Angiospermes. *Mém. Soc. Bot. Fr.* : 127-136.
- MLADÀ, J., 1974. — The histological structure of the grass embryos and its significance for the taxonomy of the family Poaceæ. *Acta Universit. Carol., Biologica* 1974 : 51-156, Prague.
- NEGBI, M. & KOLLER, D., 1963. — Homologies in the grass embryo — A Re-evaluation. *Phytomorph.* 12 : 289-296.
- NEVILLE, P., 1973. — *Mém. Soc. bot. Fr.* : 365.
- NORSTOG, K. J., 1969. — Morphology of coleoptile and scutellum in relation to tissue culture responses. *Phytomorph.* 19 : 235-241.
- NOUGARÈDE, A., 1965. — Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. In *Trav. Biol. végét.*, dédiés Prof. Plantefol, Paris : 171-340, 22 pl. h.t.
- PHILIP, V. J. & HACCIUS, B., 1976. — Embryogenesis in *Bambusa arundinacea* Willd. and structure of the mature embryo. *Beitr. Biol. Pfl.* 52- 83 : 100.
- PLANTEFOL, L., 1976. — Sur l'emploi scientifique correct du mot : plantule. *C. r. Acad. Sc.*, D, 282, Vie académique : 23-28.
- PRAT, H., 1945. — Les gradients histo-physiologiques et l'organogenèse végétale. *Contr. Inst. bot. Univers. Montréal* 58 : 1-151.
- RABÉCHAULT, H. & MARTIN, J.-P., 1976. — Multiplication végétative du Palmier à huile (*Elæis guineensis* Jacq.) à l'aide de cultures de tissus foliaires. *C. r. Acad. Sc.* 283 : 1735-1737 + 1 pl.
- SALLÉ, G., 1975. — Étude cytologique, cytochimique et histoautoradiographique du *Viscum album* L. (Loranthacées). I. La graine, sa germination et les modalités de la fixation sur l'hôte. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 38 : 1-110.
- SHARMAN, B. C., 1947. — The biology and developmental morphology of the shoot apex in the Gramineæ. *New Phytol.* 46 (1) : 19-34 + 4 pl.
- SMIRNOVA, E. S., 1964. — Types morphologiques de graines de plantes (Types monocotylédones). *Bull. Jard. Bot. princip.* 55 : 71-81 (en russe).
- SOLNTZEVA & YAKOVLEV, M. S., 1964. — Conditions determining the development of monocotyledony in the early embryogenesis of feather-grasses (*Stipas* spp.). *Bot. Zh.* 49 : 625-633.
- SOUÈGES, R., 1954. — *La vie végétale. La cinématique de la vie*, Paris, 252 p.
- SOUÈGES, R., 1959. — Embryogénie des Hydrocharitacées. Développement de l'embryon chez l'*Hydrocharis morsus-ranæ* L. *C. r. Acad. Sc.* 248 : 45-49.
- SOUÈGES, R., 1961. — Embryogénie et Classification. Notions préliminaires fondamentales. Concepts nouveaux apportés par l'embryogénie. *C. r. Acad. Sc.* 252 : 3906-3911.

- SWAMY, B. G. L., 1963. — The origin of cotyledon and epicotyl in *Ottelia alismoides*. *Beitr. Biol. Pfl.* 39 : 1-16.
- SWAMY, B. G. L. & LAKSHMANAN, K. K., 1962a. — Contributions to the embryology of the Najadaceæ. *J. Indian bot. Soc.* 41 : 247-267.
- SWAMY, B. G. L. & LAKSHMANAN, K. K., 1962b. — The origin of epicotylary meristem and cotyledon in *Halophila ovata*. *Ann. Bot.* 26 : 243-249.
- TAKHTAJAN, A. L., 1966. — *The taxonomy and phylogeny of the flowering plants*, Moscou.
- TATEOKA, T., 1969. — Note on some grasses. 20. Systematic significance of the vascular bundle system in the mesocotyl. *Bot. Mag. Tokyo* 82 : 387-391.
- TEREKHIN, E. S. & NIKITICEVA, Z. I., 1968. — Développement postséminal des Angiospermes parasitaires. I, Métamorphose. *Bot. Zh.* 53 : 39-57 (en russe, résumé anglais).
- TOMLINSON, P. B., 1970. — Monocotyledons — towards an understanding of their morphology and anatomy. *Adv. Bot. Research* 3 : 207-309.
- TOMLINSON, P. B., 1979. — Juvénilité et néoténie chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. bot. Fr.* 126, Actual. bot. (3) : 227-232.
- TRONCHET, A., 1954. — Remarques sur la primauté originelle attribuée à la tige. *Ann. Scient. Univ. Besançon*, ser. 2, Bot. 1 : 3-10.
- TRONCHET, A. & MONTAUT, M.-Th., 1957. — Sur la structure de la plantule du Gui et la nature du suçoir primaire. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs* 61 : 87-95.
- TRONCHET, J., 1961. — Contribution à l'étude de la croissance et des mouvements de la plantule de *Cuscuta gronovii* Willd. *Ann. Scient. Univ. Besançon*, ser. 2., Bot., 16 : 1-206.
- VALLADE, J., 1969. — Organogénèse embryonnaire chez *Elæis guineensis* Jacq. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 32 : 343-352.
- VEILLET-BARTOSZEWSKA, M., 1963. — *Recherches embryogéniques sur les Ericales. Comparaison avec les Primulales*, Thèse, Paris, 98 p.
- VEYRET, Y., 1965. — *Embryogénie comparée et Blastogénie chez les Orchidaceæ-Monandræ*. Mém. O.R.S.T.O.M., 106 p., Thèse, Paris.
- VLADESCO, A., 1935. — Recherches morphologiques et expérimentales sur l'embryogénie et l'organogénie des Fougères leptosporangiées. *Rev. Gén. Bot.* 47 : 422 ; 513 ; 564 ; 684 ; 741.
- VOGEL, E. F., DE, 1979. — Morphological types in Dicot seedlings, with reference to their origin. *Bull. Soc. bot. Fr.* 126, Actual. bot. (3) : 173-182.